1314
Iegūts apmaiņā pret
Acta Horti Botanici.

BOTANISKA NOTISER

FÖR ÅR 1925

UTGIVNA AV

LUNDS BOTANISKA FÖRENING

REDIGERADE AV

HARALD KYLIN

HÄFTE 4

Nachlaß von Prof. N. Malta

DISTRIBUTÖR:
C. W. K. GLEERUP, FÖRLAGSBOKHANDEL
LUND

1314

Botaniska Notiser 1925, Lund 1925.

Nachlaß von Prof. N. Malta

Om inverkan av växtsamhällenas struktur på växtsamhällsstatistikens resultat.

Av Lars-Gunnar Romell.

I. Inledning.

När den växtsociologiska upsalaskolan framträdde med sina »konstanslagar» (Du Rietz, Fries, Osvald, Tengwall 1920) och i anslutning därtill med en fylogenetisk teori för att förklara dessa lagar, anmälde jag mig genast (1921) som opponent mot vissa av deras tankegångar och deras sätt att teoretiskt behandla och uttyda det föreliggande, ytterst beaktansvärda erfarenhetsmaterialet. Min anmärkning var väsentligen den, att det brast i den teoretiskt statistiska analysen av materialet och att en inträngande dylik analys borde föregå uttolkningsförsöken. Redan tidigare (1920) hade jag visat att F-%-kurvor (frekvensfördelningskurvor), visande samma egendomligheter som de vid statistisk analys av växtsamhällen erhållna, kunde förväntas under de förutsättningarna, att förekomsten eller icke-förekomsten av alla de olika ingående arterna å varje punkt bestämdes av de ekologiska faktorerna och att dessa varierade omkring sina medelvärden för det undersökta området och kombinerade sig till olika »ståndorter» efter den rena slumpens lagar, två förutsättningar vilka närmast äro att uppfatta som diametralt motsatta de teorier som upsalaforskarna uppställde för att förklara sina konstanskurvor. Mina inlägg upptogos illa av växtsociologerna och den följande diskussionen har utmärkts lika mycket av hetsighet som av en viss oklarhet. Enighet har sålunda ej ens nåtts om en viktig utgångspunkt för diskussionen,

nämligen om mina teoretiskt härledda kurvor överenstämma med de empiriska eller ej. (Jfr Du Rietz 1921 a s. 143, noten, Du Rietz, Fries, Osvald, Tengwall 1921 s. 253, där det hävdas, att de förra sakna just de senares mest karakteristiska drag). Vidare har syftet med mina teoretiska deduktioner missförstått, i det man trott (jfr Du Rietz 1921 a s. 184, 1921 b s. 119) att jag med dem ansett mig ha bevisat ekologiens fundamentalhypotes och bragt hela problemet ur världen. Vad den första punkten — likhet eller icke likhet — beträffar, berodde oenigheten på att man ej tillräckligt beaktat den använda klassbreddens inflytande på kurvans gestalt. Efter min sista uppsats (1923) torde denna punkt ej behöva föranleda vidare diskussion. Beträffande den andra punkten är det så långt ifrån att jag någonsin ansett de observerade fakta utgöra bevis för att min förklaring var riktig, att jag 1921 ställde mig på den negativt kritiska ståndpunkten, att »konstanslagarna» bevisade »just ingenting, kanske ej ens det, att den blinda slumpen på ett eller annat sätt varit av bestämmande inflytande å deras» — d. v. s. växtsamhällenas — »sammansättning» (s. 146). I detta uttalande ligger å andra sidan, det är sant, en tendens att reducera det hela till ett skenproblem. Med denna uppfattning överensstämmer väsentligen den som intages av Nordhagen (1923), vilken vill bevisa, att egenheterna hos F-%- och K-%-kurvorna (»konstanskurvorna») helt enkelt bero på att det undersökta materialet är homogent och f. ö. ej utsäga något om dess struktur. För denna åsikt lyckades han märkligt nog även vinna Du Rietz (1923, s. 30). Emellertid var, som jag sedan (1923) visat, min ståndpunkt från 1921 oberättigat negativ och Nordhagens bevis för att kurvorna endast vore ett uttryck för homogeniteten felaktigt. Homogeniteten är icke ett tillräckligt villkor för uppkomsten av sådana kurvor som de empiriska F-%- och K-%-kurvorna. Dessas karakteristiska särdrag utsäga även något om det undersökta materialets närmare struktur, ty icke vilken

homogen blandning som helst av ett antal individ, tillhörande olika arter, kan förväntas ge sådana kurvor. Den egendomliga och säkerligen varken av upsalaforskarna eller mig förutsedda situationen har alltså inträffat, att jag kommit att hävda det av växtsociologerna insamlade statistiska materialets kunskapsvärde gentemot majoriteten av dem som yttrat sig i frågan, inklusive Du Rietz själv, som blivit vilseledd av ett felaktigt, från annat håll framställt bevis. I frågan har även Kylin (1923 a och b) och Wicksell (1924) yttrat sig. Den förre synes anse (jfr särskilt 1923 b s. 455, under 8) att villkoret för att kurvor liknande de empiriska skola uppträda är helt enkelt att det förefinnes tillräckligt stora olikheter med avseende på individtäthet mellan de olika i vegetationen ingående arterna. Vi återkomma nedan till Kylins ståndpunkt. Wicksell intar, om han och jag förstått varandra rätt, samma ståndpunkt som jag (se Wicksell 1924, sid. 28, under 5).

Då, såsom jag uppvisat och sedermera Wicksell genom sin matematiska analys bekräftat, icke vilken artblandning som helst kan tänkas ge upphov till kurvor sådana som de empiriska, får den omständigheten, att K-%-kurvorna i så hög grad överensstämma med F-%-kurvorna för ett lokalt sammanhängande växtsamhälle (association sensu Nordhagen) en ökad betydelse. Även till denna punkt återkommer jag nedan.

Jag har sålunda genom mina deduktioner drivits att uppge den negativa ståndpunkt, som jag tidigare intagit, men samtidigt har utvecklingen givit mig rätt i den väsentligaste punkten, nämligen beträffande nyttan och nödvändigheten av en inträngande teoretisk analys av det statistiska materialets egenheter. Jag tror mig veta, att även upsalaforskarna numera börja erkänna detta, och därmed har jag i det väsentliga nått det mål dit jag syftat med mina inlägg i frågan. Då glädjande nog växtsociologiens statistiska problem även börjat intressera personer med

den för en fullgiltig behandling av problemen nödvändiga matematiska, speciellt sannolikhetsteoretiska underbyggnaden (Svedberg, Wicksell), synes det alltså numera vara gott hopp om sakernas goda och lyckliga utveckling.

Emellertid är det en del punkter, som enligt min mening ännu ej nog uppmärksammats eller där diskussionen behöver föras tillrätta, och det är för att fästa teoretikernas såväl som de praktiska växtsociologernas uppmärksamhet på dessa punkter, som jag nu än en gång tar till orda. Till dessa punkter hör en, som av naturliga skäl särskilt intresserar mig, nämligen den verkligen för mig själv överraskande bärkraften hos den möjlighet till en verklig förklaring av de empiriska kurvornas särdrag, som jag framställde 1920 och som fortfarande är den enda. Jag kanske bör uttryckligt påpeka, att jag trots detta nu lika litet som förut vill påstå att denna *är* den verkliga förklaringen.

Föreliggande uppsats skrevs till större delen redan våren 1923, men har sedan av olika skäl blivit liggande. Det är den till vilken jag hänvisar i min uppsats 1923 (s. 237, noten). Den väsentligaste förändring, som manuskriptet undergått, är att just den avdelning, vilken sagda hänvisning gäller, blivit till större delen utesluten. Den har nämligen blivit i huvudsak obehövlig, sedan Kylin själv påpekat det fel han begått vid konstruktionen av sina »konstitutions»- och därigenom även sina F-%-kurvor. Vissa partier av uppsatsen ha välvilligt granskats av förste aktuarien Josef Östlind och hela manuskriptet har docent S. D. Wicksell varit vänlig att genomse. Från bäggedera har jag, som framgår av texten, fått betydelsefulla anvisningar och tilläggg. Jag ber att till dem bägge härmed få framföra ett hjärtligt tack. Slutligen har, enligt en ömsesidig överenskommelse som för framtiden träffats mellan docent G. Einar Du Rietz och mig, manuskriptet även genomlästs av honom.

II. Frekvensfördelnings- och konstanskurvornas karakteristika.

De flesta, som diskuterat dessa kurvors gestalt, ha ensidigt fäst sig vid en viss egenskap hos dem, nämligen det utpräglade språng som — vid användning av nog stora provytor — uppträder mellan den högsta och den näst högsta frekvensklassen. Därigenom har denna punkt kommit att dominera på ett olyckligt sätt. Vid en jämförelse mellan de empiriska kurvorna och andra, t. ex. teoretiskt härledda, bör man naturligtvis ej fästa sig vid en enda punkt, vilken kanske när allt kommer omkring är den minst märkvärdiga, utan utsträcka jämförelsen till alla de egendomligheter, som kunna iakttagas hos de empiriska kurvorna. Först om alla dessa återfinnas hos de teoretiskt härledda, har man rättighet att påstå att de olika slagen av kurvor överensstämma med varandra.

De egenskaper, som generellt kunna utläsas ur de empiriska F-%-kurvorna, torde kunna formuleras på följande sätt: Kurvorna ha ett maximum i den lägsta eller i den högsta frekvensklassen eller i båda dera, men aldrig i de mellersta klasserna. Vid användning av små provytestorlekar uppträder endast det förstnämnda maximet, vid växande provytestorlek börjar det andra att uppträda samtidigt med det första. Vid ytterligare ökning av provytestorleken tillväxer det andra maximet, medan det första avtar, så att från och med en viss provytestorlek det andra maximet är högst. Hela tiden äro mellanklasserna, särskilt klasserna närmast nedom den högsta klassen, svagt besatta. Den givna karakteristiken avser en, såsom brukligt, procentiskt uttryckt statistik, där alltså ordinatorna uttrycka det procentiska antalet (av samtliga inom de utlagda rutorna funna!) arter i de olika frekvensklasserna, och den hänför sig närmast till den brukligaste klassindelningen med tio F-%-klasser.

Av de olika teoretiskt härledda F-%- kurvorna är det

endast mina (1920, 1923) och KYLINS kurva *e*, som man kan säga överensstämma med de empiriska. Sålunda förete KYLINS kurvor *a*—*d* vid successiv ökning av provytestorleken en topp eller en rad av toppar, som vandra åt höger, passerande mellanklasserna.[1] Vad NORDHAGENS antagande om en likformig fördelning av artmaterialet efter »minimiarealer» eller efter medelarealer beträffar, så blir, om detta antagande får gälla mellan gränser, motsvarande vad som förekommer i de vanliga naturliga växtsamhällena — t. ex. av storleksordningen 1 kvadratcentimeter för den nedre och 1 ar för den övre gränsen — kurvans gestalt praktiskt taget oberoende av provytestorleken inom gränser så vida, att de innefatta alla brukliga provytestorlekar (från 1 dm^2 till någon m^2). Om någon vill förvissa sig härom genom att använda de av WICKSELL meddelade formlerna, så är att märka att, såsom WICKSELL också själv påpekar (s. 33), statistiken — för att ansluta sig till den som brukas i praktiken — bör avse det procentiska antalet arter i de olika frekvensklasserna, räknat på totalantalet inom t. ex. 50 rutor funna arter, alltså icke på totalantalet arter inom hela området. Just vid en dylik fördelning blir antagandet av ∞ många provytor för en jämförelse med empiriska data särskilt missvisande. Det blir en hel rad arter, som för varje gång icke bör räknas med, och det extra arbetet tillkommer att beräkna hur många arter inom olika medelarealklasser, som sannolikt icke komma med. Ett enkelt sätt för en approximativ beräkning är det grafiska, som jag använt 1923 s. 234—235, varvid man gör det icke strängt riktiga antagandet, att det endast är de sällsyntaste arterna, som icke komma med. Samma metod

[1] Observera, att kurvorna i KYLINS fig. 8, 1923 a, äro felkonstruerade! Det är de riktigt konstruerade kurvorna, som avses, och hela serien av kurvor som man får vid olika provytestorlekar. Den läsare som vill kontrollera mina påståenden måste alltså göra sig besvär att efter KYLINS data konstruera en serie av riktiga kurvor.

har jag använt vid konstruktionen av mina kurvor 1923 fig. 4, vilket jag tyvärr försummat att påpeka.

Konstanskurvorna överensstämma som bekant i förvånande hög grad med F-%-kurvorna för sammanhängande lokalassociationer. En skillnad kan spåras dem emellan, om följande uttalande av Du Rietz är riktigt (1921 a s. 153): »Eine Minimiarealbestimmung an einem einseitigen, nur von einer oder wenigen Varianten einer Assoziation hergeholten Material ergibt deshalb häufig einen mehr oder minder zu hohen Wert für das Minimiareal *und lässt ausserdem die Grenze zwischen Konstanten und akzessorischen Arten weit weniger scharf hervortreten, als diese in Wirklichkeit ist*» (kurs. av mig). Detta betyder att depressionen över de näst högsta frekvensklasserna i den hela associationstypen representerande K-%-kurvan blir skarpare utpräglad än i K-%-kurvan för lokalassociationen = F-%-kurvan [1]. I själva verket synes det ej vara så sällsynt, att i K-%-kurvan någon eller några av klasserna (i den numera mest använda tiogradiga skalan) nedom den högsta äro helt och hållet orepresenterade, så att det uppträder en lucka strax under den högsta K-%-klassen. Om denna lucka betecknar en avvikelse från de motsvarande F-%-kurvorna, går den, som vi skola se, åt det håll som är att vänta.

III. Homogenitetsproblemet.

Vid de vanligen använda metoderna för statistisk vegetationsanalys registreras närvaro eller frånvaro av de olika arterna å ett antal utlagda provytor, varvid Raunkiær brukar räkna en art som närvarande, när ett den tillhörande individ inom ytan har ett rotfast skott eller en övervintrande knopp, varemot upsalaforskarna räkna arten som närvarande så snart någon ovanjordisk del av ett individ befinner sig på eller över ytan. Skillnaden är principiell

[1] Att så i verkligheten är förhållandet, bestrides av doc. Du Rietz i en randanmärking till manuskriptet till föreliggande uppsats.

och icke oviktig, men vi skola här ej närmare uppehålla oss därvid. Städse är det emellertid tydligen individens fördelning över området och utsträckning i rummet som blir det avgörande för statistikens resultat, vare sig det gäller F-%-kurvorna, genomsnittliga artantalet pr yta eller något annat. Det är alltså individens fördelning som ytterst är det intressanta och betydelsefulla. De brukliga statistiska analysmetoderna innebära en av praktiska skäl betingad omväg, som istället för med sig mångfaldiga teoretiska besvärligheter. Det är endast skenbart, som resultaten av dessa analyser äro enkla och lättolkade. För en verklig tolkning av egenheterna hos dessa statistiska resultat måste man söka sig tillbaka till individens fördelning. Så har Svedberg, Kylin och Wicksell gjort och på den vägen måste man fortsätta. Om man för varje art inom ett område kände individens antal pr ytenhet, deras gestalt, hur antalet skott, knoppar o. s. v. pr individ varierar, och hade ett uttryck för hur individen äro fördelade över ytan, skulle det icke möta några principiella svårigheter att räkna ut, hur resultatet av en viss uppgiven statistik vilken som helst med utlagda provytor skulle bli (d. v. s. hur det sannolikt eller i genomsnitt skulle bli). Däremot är det ingalunda alltid möjligt att ens tillnärmelsevis räkna sig tillbaka till individantalet pr ytenhet eller individens fördelning från en ja-och-nej-statistik med provytor. Svårigheterna ligga särskilt i definitionen av enheten (t. ex. individet) och i att bestämma ett uttryck för dessa individs sätt att fördela sig över ytan.

Dessa svårigheter sammanhänga nära med homogenitetsproblemet. Med en homogen vegetation, d. v. s. en sådan, som växtsociologen kallar en association, som han avgränsar och inom vilken han lägger ut en serie provytor, från vilka data sammanföras i en enhetlig statistik, menas en vegetation, inom vilken man vid inspektion ej känner behov av eller ser någon möjlighet att dra några gränslinjer, där alltså den ena fläcken är nog lik den andra. Inom ett

dylikt »homogent» område kunna emellertid växterna vara fördelade på högst olika sätt. De kunna vara mycket jämnt och likformigt spridda över ytan som enstaka individ, såsom *Linum catharticum*, de kunna förekomma i tuvor eller sammanhängande fläckar med tusentals individ, skilda åt genom stora luckor, där det ej finns ett enda, såsom många mossor. Vidare kan det finnas antingen negativ eller positiv korrelation mellan två å samma område sällskapande arter med avseende på deras förekomst å en liten yta. Bli fläckarna med en tydligt annan vegetation tillräckligt stora, urskiljer man dem som särskilda associationer och undersöker dem för sig; associationen övergår till en »associationskomplex», Men sålänge fläckarna äro tillräckligt små och jämt fördelade över ytan, kallar man vegetationen för homogen. Jfr Du Rietz 1917 s. 64—65. Homogeniteten består alltså, som Osvald påpekat (1923, s. 267) däri, »dass die Variationen der Zusammensetzung der Pflanzendecke regelmässig wiederkehren», upprepa sig åter och åter över hela området. »I tillräckligt liten skala» hade utan tvivel varit ännu mer träffande än »regelbundet». Homogeniteten består i en tillräckligt hög grad av småvågighet hos variationen i växttäckets sammansättning, skulle jag vilja uttrycka saken. Med andra ord, homogeniteten är ett begrepp som står i relation till storleken av den yta som vi, medvetet eller omedvetet, ta till måttstock. I praktiken, vid associationsbegränsningen, blir detta väl närmast den yta som vi bekvämt på en gång kunna granska i detalj, d. v. s. en yta av någon kvadratmeters storlek. Är variationen så småvågig, att den ena kvadratmetern förefaller oss just lik den andra, så kalla vi vegetationen homogen. Om ett område som Stockholms yttre skärgård minskades ned lineärt tusen gånger, skulle vi finna den ena kvadratmeterstora ön just lik den andra, vi skulle räkna all vegetation på skären till en association.

Från statistisk synpunkt ligger det närmast till hands att söka karakterisera homogeniteten genom dispersionen.

Denna är ett uttryck för individens sätt att fördela sig över den bevuxna ytan, härlett ur, resp. utgörande ett uttryck för det relativa antal av talrika inom området utkastade småytor, som visa ett individtal avvikande från det genomsnittliga individantalet inom området för en yta av provytornas storlek. Om variationen i individantal i provyteserien följer de lagar, som kunna teoretiskt beräknas för en fullständigt slumpvis fördelning, säges dispersionen vara normal.[1] Är variationen i provyteserien mindre, om exempelvis alla provytor innehålla exakt samma antal individ, kallas dispersionen undernormal. Om slutligen det antal ytor, som visa det genomsnittliga individtalet, är mindre, om alltså avvikelserna från detta tal äro vanligare och större än vid fullständigt slumpvis fördelning, benämnes dispersionen övernormal. Förstavelsen »över» resp. »under» hänför sig alltså till variationen av individtalen från yta till yta i en tänkt eller verklig provyteserie, ej direkt till likformigheten av individens placering inom området. Vid övernormal dispersion äro individen mer eller mindre hopklumpade, vid undernormal mera jämt spridda över ytan.

Man skulle lämpligen kunna beteckna ett område, inom vilket individen äro fördelade med normal eller undernormal dispersion, som homogent, och det kan tyckas, som om man på detta sätt skulle fått ett sätt att objektivt och utan beroende av provytestorleken karakterisera homogeniteten. »Normal dispersion» är ett begrepp, som skall kunna bestämmas entydigt och gälla för fördelningen av individen å både små och stora provytor. Om dispersionen är normal, så utsäger det lika mycket om variationen i en serie av provytor, som i genomsnitt rymma ett individ, som om

---

[1] Om provytans storlek är x ytenheter och medelindividtätheten (medelantalet individ pr ytenhet) är k så är vid rent slumpvis fördelning dispersionen i serien av individtal pr provyta $\sigma(n) = \sqrt{kx}$, dess värde växer alltså proportionellt mot kvadratroten ur provytestorleken, men avtar i samma proportion relativt till medelantalet individ pr provyta, som är kx.

variationen i en motsvarande serie med i genomsnitt exempelvis hundra individ pr yta, alltså hundra gånger så stora ytor.

Nu ställer sig emellertid saken ej så enkel för de objekt, som den växtsociologiska statistiken avser. De enheter, som man här, på grund av svårigheten att definiera individet, använder, skottet, knoppen eller som upsalaforskarna en ovanjordisk bit hur liten som helst av växten (teoretiskt blir enheten i detta fall närmast cellen, jfr Svedberg 1922 b s. 201) ha mycket ofta den egenskapen, att de äro samlade till större konglomerat — individ eller individgrupper — vilka å sin sida i en »homogen» vegetation i regel torde vara fördelade rentav med underdispersion eller åtminstone med normal dispersion. Följden blir den, att för de enheter, varmed statistiken rör sig, man med små provytor måste få en stark överdispersion: de flesta provytor komma att innehålla antigen många eller inga enheter, och det blir blott de som falla just på en gränslinje i mosaiken, som få ett mellanliggande antal, ett tal som närmar sig det genomsnittliga. För större provytor bör i ett mosaikartat sammansatt växtsamhälle dispersionen bli mer och mer normal och den bör t. o. m. kunna slå om till undernormal, om nämligen mosaiken är mycket regelbunden och individen inom de fläckar, där de förekomma, äro fördelade med underdispersion, såsom är fallet t. ex. i en mosstuva.

Tyvärr är jag ej mäktig att genom en generell matematisk deduktion stödja förestående resonemang, men jag har genom en del kalkyler övertygat mig att det stämmer för en viss, starkt skematiserad mosaik. Det idealiserade växtsamhälle, som legat till grund för mina beräkningar, består av omväxlande bevuxna och (av den speciella art, som statistiken tänkes avse) obevuxna parallella och jämbreda band, varav de senare äro 4 gånger så breda som de förra. Av verkliga växtsamhällen motsvarar skemat alltså närmast en strängmyr (jfr t. ex. Malmström 1923, fig. 18, s. 53). Jag tänker mig att denna association eller associationskomplex analyseras på vanligt sätt med cirkelrunda provytor. Mina beräkningar avse närmast variationen i bevuxen areal inom provytan. Hur denna bör variera i en statistik med oändligt många

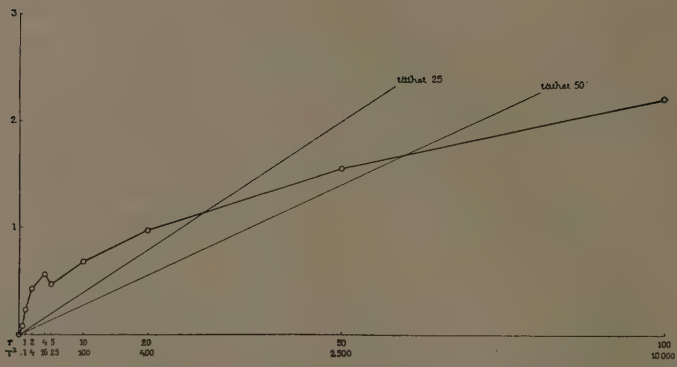

Fig. 1. Sambandet mellan provytans lineära mått och dispersionens (absoluta) storlek, dels vid normal slumpvis fördelning, dels vid en mosaikfördelning. — Den av små cirklar och grova sammanbindningslinjer bestående kurvan framställer dispersionen i (ytenheter av) bevuxen areal inom provytan vid analys medels en cirkelformig provyta med radien r av en mosaik bestående av jämbreda och parallella bevuxna band omväxlande med 4 gånger så breda obevuxna. Under förutsättning av nog stort individtal pr ytenhet och en individfördelning inom de bevuxna banden sådan som t. ex. i en mosstuva representerar kurvan även approximativt dispersionen i individtal pr provyta, om blott ordinatornas numeriska värden multipliceras med medelindividtalet pr ytenhet å de bevuxna banden, d. v. s. med 5 gånger medelindividtalet pr ytenhet i hela mosaiken. — De räta linjerna representera dispersionen i individtal inom provytor med radien r vid normal fördelning slumpvis av individen inom undersökningsområdet. — Siffrorna å ordinataxeln betyda, för kurvans vidkommande: ytenheter (ytenhet = en cirkel med radie = de bevuxna bandens bredd); för de räta linjernas: individtal, dividerade med fem gånger täthetstalet (medelindividtalet pr ytenhet).

Fig. 1. Le rapport entre les dimensions linéaires de l'aire-échantillon et la valeur absolue de la dispersion, pour une distribution normale (fortuite) et pour une distribution en mosaïque des unités statistiques. — La courbe représente la dispersion des valeurs (absolues) d'aire couverte qui résulte si, à l'aide d'aires-échantillons circulaires, on analyse une mosaïque de la structure suivante: bandes parallèles et à largeur égale, couvertes par une plante quelconque, alternant avec des bandes non couvertes, 4 fois plus larges. Si le nombre d'individus par unité de surface est assez grand sur les bandes couvertes et si ces individus sont distribués là comme dans une tache de mousse p. ex.,

provytor kan beräknas genom att man för tillräckligt många ekvidistanta lägen av provytan längs en rät linje bestämmer % bevuxen areal inom denna. Längden av de vägsträckor, under vilkas passerande % bevuxen areal inom cirkeln håller sig inom givna gränser vilka som hälst, motsvarar nämligen direkt sannolikheten för uppträdandet av värden, liggande inom dessa gränser, i en utförd statistik. Genom att i stället för %-värdena på motsvarande punkter hela vägen grafiskt upplägga kvadraterna av dessas avvikelser från medelvärdet 20 % (som ordinator; avstånd längs abskissaxeln = vägsträckor) och planimetrera de så erhållna kurvorna erhåller man medelkvadraten av de procentiska avvikelserna för den använda provytestorleken. Kvadratroten ur det funna värdet ger multiplicerad med ytan genom 100 dispersionen i de absoluta värdena bevuxen areal för ytstorleken i fråga [1].

Jag har på så sätt beräknat dispersionen för ett antal olika ytstorlekar och fått en serie värden som grafiskt framställas i fig. 1. Som abskissor ha av skäl som strax skall framgå avsatts icke ytstorlekar, utan ytornas radier. Ojämnheterna i kurvan vållas ej av någon bristfällighet i beräkningen utan av de för olika ytstorlekar varierande symmetriförhållandena hos den del av mosaiken som rymmes inom cirkeln. Hade flera punkter beräknats, skulle dessa framträtt än starkare. Man ser emellertid att värdena ordna sig icke efter en rät linje, utan efter en kurva, som stiger brantare för små radier än för stora. Antaget nu, att de »bevuxna» banden i min mosaik äro tillräckligt tätt och regelbundet besatta med individ av någon viss växt, så kan det antal individ, som fångas in av provytan, med mycket litet fel sättas proportionellt med storleken bevuxen areal och dispersionen i individtal lika med 5 k gånger dispersionen i arealvärdena, om k är artens medelindividtal pr ytenhet inom växtsamhället. Kurvan i

[1] Problemet kan även behandlas rent matematiskt (Wicksell anm.).

la courbe représente aussi approximativement la dispersion des valeurs d'individus par aire-échantillon, si seulement les valeurs numériques des ordonnées sont multipliées par le nombre moyen d'individus par unité de surface des bandes couvertes, donc par 5 fois le nombre correspondant de la mosaïque entière. — Les lignes droites représentent la dispersion des nombres d'individus par aire-échantillon si les individus sont répartis fortuitement sur toute l'étendue du terrain analysé. — Les chiffres sur l'axe des ordonnées désignent: pour la courbe, unités de surface (étalon = le cercle dont le rayon est égal à la largeur des bandes couvertes); pour les droites, nombres d'individus, divisés par 5 fois le nombre moyen d'individus (resp. 25 et 50) par unité de surface.

fig. 1 representerar m. a. o. approximativt även dispersionen i individtalen för en växt, som är fördelad med underdispersion å de bevuxna banden. Graden av approximation beror på individtätheten k och graden av underdispersion inom de bevuxna banden.

Vid normal fördelning skall dispersionen stiga proportionellt mot provytans kvadratrot, d. v. s. dess lineära dimensioner. Avsättas radierna i stället för ytorna som abskissor, som skett i fig. 1, skall man alltså få en rät linie. I figuren äro inlagda de linjer, som representera dispersionen i individtal vid normal fördelning över hela ytan (alltså ingen mosaikfördelning) och individtätheterna 25 och 50 respektive. Dessa linjer komma som man ser i en viss punkt att skära kurvan för dispersionen vid mosaikfördelning. Den ytstorlek som motsvarar skärningspunkten vill jag kalla för homogenitetsgräns.

Såväl från en analys av växtsociologernas sätt att konstatera och uppfatta homogeniteten som från en analys av det ifrågavarande objektets statistiska egendomligheter kommer jag alltså till det resultatet, att homogeniteten bör definieras i relation till en viss ytstorlek.[1] Låt oss t. ex. säga, att ett område är homogent från och med en kvadratmeter med avseende på fördelningen av en viss art och därmed mena, att vid användning av kvadratmeterstora provytor dispersionen för en viss definierad enhet just blir normal för den arten. Hur man sedan skall definiera ett områdes homogenitet med hänsyn till alla arternas fördelning, om man skall sätta homogenitetsgränsen vid en ytstorlek, vid vilken alla arterna eller de flesta eller en viss uppgiven procent av dem bli homogent fördelade, synes t. v. vara en ren lämplighetsfråga.

Det finns ingen anledning att anse detta resultat som nedslående. Tvärtom är det ju blott gott och väl, att det alldeles ansluter sig till det sätt, på vilket faktiskt homogeniteten uppfattas av de praktiska växtsamhällsforskarna. Det

[1] Det förtjänar anmärkas, att även NORDHAGEN (1923 s. 10) har haft på känn, att homogeniteten har något med ytstorleken att göra, fast han ej klargjort saken närmare för sig. Han säger »Naar vi har med meget spredtstillede arter at gjöre, utviskes paa en maate begrepet 'homogen fordelning' for os».

förefaller mig vidare sannolikt, att den nämnda gränsarealen skall visa sig ha något gemensamt med vad som ligger under växtsociologernas »minimiareal».

Kylin vill förfina homogenitetsbegreppet på en annan väg. Han vill för full homogenitet fordra, att alla de olika i vegetationen ingående arterna skola ha samma individtäthet förutom det att de uppvisa normal dispersion. Jag skulle tro, att det som lett Kylin till detta är följande: Om man tänker exempelvis på ett gräsörtsamhälle, en äng, och man sedan i andanom planterar dit träd, så att det blir en gles löväng, så förändras intrycket av homogenitet. Den ena kvadratmetern blir ej längre lik den andra, ty på somliga står ett träd, som fattas på andra. Minimiarealen ökas, säga upsalasociologerna. Gränsytan för homogenitet ökas, skulle jag vilja säga. Men beror nu detta på att det numera i samhället förekommer större skillnader i individtäthet än förut mellan arterna? Nej, om alla arter hade exakt samma individtäthet som träden, så skulle gränsarealen för homogenitet därför ej bli mindre. Jag är övertygad om, att växtsociologerna endast med största ovilja skulle kalla en vegetation homogen, som bestode av en homogen blandning av tiotusen olika träd, vart och ett med en medelareal av en kvadratkilometer. Jag tror sålunda, att en riktig tanke ligger bakom Kylins nya homogenitet, men att den likväl är ett olyckligt grepp.

Som redan antytt i inledningen, kom Nordhagen i sin utredning om homogenitet, konstans och minimiareal till den uppfattningen, att den normala F-%-kurvan helt enkelt är ett uttryck för homogeniteten — i vanlig växtsociologisk mening —, d. v. s. att dess gestalt utan vidare betingas av homogeniteten, är »en logisk följe» av denna plus den använda metoden och klassindelningen. Han anser vidare, att konstanskurvan på liknande sätt helt enkelt är ett uttryck för det undersökta materialets homogenitet med avseende på en viss kärntrupp av arter. Som jag visat (1923) är detta icke riktigt, då alls icke vilken homogen vegetation som helst (i vanlig = Nordhagens mening) kan tänkas ge kurvor, som visa alla de egenheter som de empiriska. Å andra sidan är det nog riktigt, att man ej kan tänka sig normala F-%-kurvor uppstå vid en undersökning av ett givet område med den brukliga tekniken utan att

detta område är homogent för en hel del arter vid den använda rutstorleken. Homogeniteten synes mig vara en av betingelserna för uppkomsten av normala F-%-kurvor, men icke den enda. Nordhagen kom till sin slutsats genom att i likhet med de flesta författare ensidigt fästa sig vid en enda egenskap hos kurvorna, nämligen ansamlingen av arter i den översta klassen, som förr eller senare ger upphov till det mycket omtalade »språnget» mellan högsta och näst högsta frekvensklassen. Hur högt eller utpräglat detta språng blir, beror emellertid tydligen på artantalet dels i högsta, delst i näst högsta klassen. Hos konstanskurvorna, d. v. s. de F-%-kurvorna motsvarande kurvor, som vunnits genom analys av ett material, hämtat från olika ställen, bevuxna med samma association (sensu Upsala), kan språnget tänkas aksentueras på det sätt, att tillfölje hopslagningen av »varianter» av associationstypen med gemensamma »konstanter», men relativt starkt skiljaktig uppsättning av »aksessoriska arter» det uppträder en frappant lucka i kurvan, i det de näst högsta K-%-klasserna bli utan arter, medan den översta är representerad genom de gemensamma »konstanterna». Så snart man kan konstatera, att K-%-kurvan för en association visar en märkbar avvikelse i denna riktning från gestalten hos F-%-kurvan, d. v. s. den K-%-kurvan motsvarande kurvan för lokalassociationerna (jfr. mitt citat efter Du Rietz ovan s. 259, vilket synes visa, att så kan vara fallet), har man enligt min mening skäl att bli betänksam. I alla händelser måste man göra klart för sig, att en dylik avvikelse hos en K-%-kurva så långt ifrån bevisar någon särskilt hög grad av homogenitet hos det undersökta materialet, att det tvärtom tyder hän på ett systematiskt urval ur ett inhomogent material (jfr min uppsats 1923 s. 232—233) [1]. Å andra

[1] Anmärkning till manuskriptet av docent Du Rietz: »Instämmer alldeles i att man bör bli betänksam, om i en association K-%-kurvan visar stark avvikelse från F-%-kurvorna». Doc. Du Rietz och förf. äro alltså fullt ense i denna punkt.

sidan visa K-%-kurvorna i stort sett en så god överensstämmelse med F-%-kurvorna från lokalassociationerna, att man synes böra anta, att variationen inom hela den undersökta associationens ram är anmärkningsvärt lik den inom lokalassociationen uppträdande. Detta tyder enligt min mening i sin tur på, att de urskilda associationerna äro »goda» eller »naturliga» enheter. Ju mera de förra uppvisa några avvikelser i form av extra luckor och särskilt skarpa gränser emellan konstanter och »aksessoriska arter», dess större skäl har man däremot att tvivla på att associationsbegränsningen var »naturlig».

Till slut vill jag i samband med homogenitetsproblemet påpeka, hur min ovan utvecklade uppfattning om homogeniteten synes mig möjliggöra en bättre anslutning mellan mina teoretiska deduktioner från 1920 och 1923 och den växtsociologiska statistikens objekt och metoder. En stor brist i min utredning var, att jag försummat att undersöka, hur antagandet av normal dispersion rimmar sig med mina övriga antaganden. Jag har nämligen städse räknat med normal dispersion. Första gången räknade jag med formeln $P = 1 - (1 - p)^n$, där P är sannolikheten för representation å en yta innefattande n »elementarståndorter» av en kombination med den primära frekvensen p. Som jag redan då påpekade, innebar detta, att jag ej antog någon som helst korrelation mellan närliggande »elementarståndorters» kvalitet. Andra gången har jag använt den formel för normal dispersion som man återfinner hos Svedberg 1922 b s. 199 och satt $P = 1 - e^{-kx}$, där P har samma beydelse som nyss, k betyder antal »elementarståndorter» av viss kvalitet pr ytenhet och x betyder ytan (till ytenhet har jag tagit 800 »elementarståndorter»). Observera, att e^{α} approximativt $= 1 + \alpha$ för små värden av α. Nu är det, efter vad jag kan förstå, berättigat att räkna med normal dispersion av ytelementen med en viss faktorskombination i samma mån som faktorernas variation är så

att säga småvågig i förhållande till provytornas storlek, så att de sammanhängande områdena med en viss kombination av faktorer äro små i förhållande till provytans storlek. En liknande småvågighet i vegetationens variation är som ovan utrett detsamma som homogenitet och troligen en förutsättning för uppkomsten av normala F-%-kurvor. Som bekant erhåller man normala kurvor, förutom från associationer, analyserade med provytor av bruklig storlek, även från exempelvis Ölands vegetation, analyserad med socknar som enhetsytor (Sterner 1923) och från våra skärgårdars vegetation, analyserad med öar som enheter (Palmgren 1916, Brenner 1921) ja efter vad det vill synas generellt i fall då provytan är så stor att den uppnår homogenitetsgränsen för det analyserade objektet, d. v. s. att dispersionen för de använda enheterna blir normal eller undernormal. Att den skulle bli avsevärt undernormal för de vanligen analyserade objekten med de använda ytestorlekarna, synes å andra sidan rätt osannolikt. Mitt förklaringsförsök synes alltså tillämpligt på just dessa fall och synes hela vägen otvunget förklara uppkomsten av kurvor sådana som de empiriska. För den av mig föreslagna tolkningen av associationernas struktur fordras egentligen blott, att man kan räkna med en utpräglad detaljvariation inom en viss ram hos de bestämmande faktorerna, men detta måste förutsättas vid varje försök till ekologisk tolkning av detta problem. Kraus' bekanta studier över ståndortens variation i detalj (jfr Kraus 1911 s. 6, 36, 54—55, 92—94, 121) jämte den allmänna erfarenhet man gör vid alla noggrannare mätningar av någon faktor ute i naturliga växtsamhällen tala åtminstone ej emot att associationernas sammansättning kan tolkas ekologiskt, principiellt så som jag föreslagit.[1]

[1] Med anledning av en invändning, som docent Du Rietz gjort vid genomläsningen av mskr. till föreliggande uppsats vill jag — trots det att detta bör vara självklart för var och en som förstått min tankegång — påpeka, att mitt hela resonemang förutsätter att växterna ordna

IV. Kylins »homogenitet» och dess statistiska konsekvenser.

Som redan ovan omtalat, har KYLIN modifierat homogenitetsbegreppet, därigenom, att han låter även förhållandet mellan de olika i vegetationen ingående arternas individtätheter inverka på homogeniteten. Ett samhälle, där alla arterna ha mycket nära samma genomsnittliga individtäthet, kallar han homogenare än ett, där det föreligger stora skillnader mellan de olika arternas individtätheter. Härvid får dispersionen i bägge fallen vara normal. För min del kommer jag i fortsättningen att kalla ett växtsamhälle, som är »homogent» i denna KYLINS mening, för ekvifrekvent och beteckna motsatsen med ordet disfrekvent. KYLIN diskuterar bl. a. karaktären hos de olika i den växtsociologiska statistiken förekommande kurvorna under förutsättning av olika grad av disfrekvens hos de undersökta samhällena. Hans framställning är enlig min mening i behov av några kommentarer för att ej bli vilseledande.

Å sid. 197 och längre fram sidd. 200–201 diskuterar KYLIN sammanhanget mellan »artfördelningskurvornas»[1] form och graden av växtsamhällets disfrekvens. Han anser, att man i artarealkurvan »har ett medel att grafiskt åskådliggöra homogenitetsgraden», d. v. s. graden av ekvifrekvens. För ett ekvifrekventare samhälle skulle arealkurvan stiga hastigare, förlöpa högre, än för ett disfrekventare. Samma åskådning kommer igen längre fram, när orsakerna diskuteras till det förhållandet, att man funnit sig böra sätta »minimiarealen» högre för artrika samhällen än för artfattiga. »Denna förmodan är riktig. Minimiarealerna stå dock ej i något direkt förhållande till artantalet. Vore alla arterna i samhället lika individrika, så vore samhällets minimiareal alltid densamma, vare sig artantalet vore stort eller litet . . .» (sid. 200). Sin egen förklaring ger KYLIN i följande ord: »Det samhälle, i vilket skillnaden mellan de olika arternas minimiarealer är rela-

---

sig »ekologiskt» under inverkan av såväl »sekundära» som »primära» faktorer (en måhända lycklig terminologi som nyligen lancerats av Upsala-sociologerna). Att variationen inom ett visst växtsamhälle håller sig »inom en viss ram» beror naturligtvis ofta just på »sekundära» faktorer. Sålunda varierar ljuset på marken i en bokskog inom helt andra gränser än ljuset å ett öppet fält beroende på beskuggningen genom bokarna.

[1] KYLINS »artfördelningskurva» är den kurva som åskådliggör sambandet mellan ytstorlek och sannolika artantalet på ytan. Jag använder i det följande i likhet med WICKSELL beteckningen (art)arealkurva.

tivt obetydlig, har en mindre minimiyta än det, där dessa skillnader äro betydliga. Nu är det emellertid sannolikt, att skillnaderna i arternas minimiarealer äro större i ett artrikare än i ett artfattigare samhälle . . .» (sid. 201).

Som bevismaterial använder KYLIN sina artarealkurvor fig. 5, (sid. 192) för fem olika fingerade samhällen med olika fördelning av artmaterialet på individfrekvensklasser. Kurvan *a*, för ett fullkomligt ekvifrekvent samhälle, alltså där alla arterna ha samma individtäthet, stiger brantast och förlöper hela tiden högst, och de andra kurvorna komma i ordning nedåt efter graden av disfrekvens.

Nu är förhållandet det, att artarealkurvorna, om arealskalan (x-axelns skala) förblir fix i absolut mått, måste stiga olika hastigt beroende på de absoluta värdena på arternas individtätheter, vilket även påpekas av KYLIN s. 199. Om man t. ex. har två samhällen, bägge av typ *a*, men med olika individtäthet, låt oss säga så att den för alla arterna lika individtätheten är fem gånger så stor i det ena samhället som i det andra, så uppnås en viss sannolik artprocent i det förra samhället hela vägen på en femtedel så stora arealer som i det andra. Vid konstruktionen av artarealkurvorna har KYLIN för alla de olika samhällena satt den individrikaste artens individtäthet lika med 1 pr ytenhet. Om man tänker sig att ett av KYLINS ekvifrekventare samhällen övergår i ett av de disfrekventare, sker detta alltså på så sätt, att en del av arterna få mindre individtäthet än förut eller att det tillkommer arter med mindre individtäthet. Däremot tillkomma aldrig några med större individtäthet. De ekvifrekventare av KYLINS fingerade samhällen ha därför större medelindividtäthet än de disfrekventare, och om artantalet antas vara lika i två av de fem samhällena, så får alltid det ekvifrekventare större total individtäthet än det disfrekventare. Hade KYLIN tillverkat de disfrekventare samhällena genom att hålla den undre frekvensgränsen konstant i stället för den övre, så hade omvänt de disfrekventare samhällena uppvisat större medelindividtäthet, och samtidigt hade det inbördes förloppet av kurvorna blivit ett annat. Kurvorna för de disfrekventaste samhällena hade då legat överst.

Jämförelsen mellan de olika artarealkurvorna utfaller alltså olika, beroende på vilken standard som man själv väljer för ytan. KYLIN återför de fingerade samhällena *a*—*e* till samma standard på så sätt, att medelarealen pr individ för den individrikaste arten i varje samhälle tas till ytenhet. Häremot är i och för sig ingenting att invända. Men när sedan KYLIN tillämpar resultaten på de empiriska artarealkurvorna, försummar han det nöd-

vändiga påpekandet, att hans resonemang hela tiden fordrar, att denna standard väljes. Det hittills faktiskt föreliggande empiriska materialet har man knappast någon möjlighet att återföra på KYLINS standard. Individräkningar ha överhuvud mycket sällan utförts, och att ur den föreliggande statistiken, som grundar sig på växtens närvaro eller frånvaro inom provytorna, räkna ut individtätheter är ytterligt vanskligt och allra vanskligast för de frekventaste arterna. KYLIN menar nog ej heller, att man skall gå till väga på det sättet. Hans resonemang sid. 200—201 synes visa, att han menar att de empiriska artarealkurvorna skola jämföras så som de föreligga, med m^2, dm^2 etc. som enhet för ytan. KYLIN gör därmed den hypotesen, att inom de olika (olika artrika, etc.) samhällen som jämföras den frekventaste arten överallt har samma individtäthet. Att en övergång från ett artfattigare till ett artrikare samhälle kan ske genom påbyggnad av frekvensskalan endast nedåt är visserligen troligt, t. ex. då ett trädlöst samhälle övergår i ett med trädskikt under endast små förändringar i markvegetationen. Men likaväl torde man kunna finna exempel på övergång från ett artfattigare till ett artrikare samhälle genom frekvensskalans utökning endast uppåt, medan den undre gränsen blir konstant (t. ex. flarkliknande kärrsamhällen utan och med *Amblystegia* etc. i bottenskiktet). Som generell hypotes torde intetdera antagandet vara lämpligt.

En något rimligare hypotes vore väl antagandet av samma medelindividtäthet hos arterna inom de olika växtsamhällena. Men det rimligaste av de enkla generella antaganden som man kunde göra måste väl vara att anta samma totala individtäthet (medelindividtäthet hos arterna gånger artantalet, d. v. s. antal individ i genomsnitt pr m^2, oberoende av vilken art de tillhöra) för de olika samhällena.

Återföras KYLINS kurvor *a*—*e* till samma standard efter den förra grunden (samma medelindividtäthet), behålla kurvorna den ordningsföljd i höjdled, som de ha i KYLINS figur, men skillnaderna bli betydligt mindre utpräglade. Kurvorna *b* och *c* sammanfalla nästan. Söker man ut de arealer som behöva tas till för att få ett sannolikt artantal lika med 60 % av artantalet, så förhålla sig dessa arealer för de mest olika kurvorna, *a* och *e*, som 1: 4 i st. f. som 1: 15 i KYLINS figur. Samhällenas artrikedom skulle ej heller med detta antagande spela någon roll för kurvornas höjd. Antar man däremot samma totala individtäthet för de olika samhällena, så blir varje kurvas höjdläge bestämt av artantalet i det motsvarande samhället. Ju större artantal, dess mindre medelindividtäthet (eftersom produkten av båda är konstant),

d. v. s. dess större absoluta värden på alla »minimiarealer». För ett artrikare samhälle kommer alltså kurvan att stiga långsammare, förlöpa lägre, än för ett artfattigare, om bägge äro lika byggda. Kurvan för ett artrikt ekvifrekvent samhälle kan ligga under kurvan för ett artfattigare disfrekvent. Om samhällena *a* och *e* finge exempelvis artantalen 50 och 10 respektive, så komme hela det stycke av kurvan *e*, för vilket ordinatorna finnas angivna i Kylins tab. 1, att falla ovanför kurvan *a* (jämför ordinatorna för kurvan *a* vid olika arealer med dem för kurvan *e* vid 25 gånger så stora i Kylins mått eller min fig. 5 nedan, som visar, att *e* komme att falla helt och hållet över *a*, om den förskötes åt vänster en sträcka motsvarande log 5).

Skall man våga sig på något generellt antagande om individfrekvensernas förhållande i olika samhällen, så synes mig som sagt antagandet av lika total individtäthet vara det rimligaste (så länge det gäller olika samhällen av något så när lika habitus, och att innefatta alla olika typer av växtsamhällen, eller rent av både öppen och sluten vegetation, i *ett* dylikt antagande torde envar inse vara orimligt), ty växtindividen måste ju dock dela utrymmet sinsemellan. Är det få arter i ett växtsamhälle, så finns det plats för dess flere individ av varje, och vice versa, så länge samhällena äro av samma typ. I så fall blir som jag visat artantalet direkt bestämmande för arealkurvans förlopp. Att utan någon bestämning av eller hypotes om den absoluta tätheten bedöma graden av disfrekvens i ett samhälle med stöd av arealkurvans höjd låter sig i varje fall ej göras.

Ett alldeles liknande resonemang, som på alldeles samma sätt är felaktigt i den generella form, vari det framställts [1], förekommer sid. 210 i Kylins uppsats. Han påstår där, att »konstitutionskurvans» [2] höjd kan användas som ett mått på hur disfrekvent

[1] Jag vill ej ha påstått, att Kylin vare sig i det förra eller det i det följande behandlade fallet nödvändigtvis själv har menat att hans satser skulle gälla de empiriska kurvorna direkt, blott att hans uttalanden äro i behov av kommentar.

[2] »Konstitutionskurvan» är en egentligen alldeles onödig uppfinning av finländaren Palmgren (1916). Det är en kurva som utsäger, hur många % av artantalet som vid en statistisk analys träffats å mer än ett visst procentiskt antal provytor. Det är alltså helt enkelt en summationskurva till den vanliga F-%-kurvan. Då »konstitutionskurvan» efter vad man hittills har sett ej utsäger något mer än de andra slagen av kurvor om växtsamhällets konstitution, vill jag hellre helt neutralt kalla den »summationsfrekvenskurvan» el. dyl. I det följande betecknas den med förkortningen SF-%-kurvan.

Tab. 1. **Sannolika artprocenter i olika SF-%-klasser för Kylins samhällen a—e vid analys med ∞ många provytor lika med enhetsytan. Två olika ytenheter.**

% provytor	Enhetsytan = den individrikaste artens medelyta pr individ					Enhetsytan = $\frac{1}{\text{medelindividtätheten}}$				
	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e
> 90	0	0	0	0	0	0	0	33,3	25	10
> 80	0	0	0	0	0	0	33,3	33,3	25	20
> 70	0	0	0	0	0	0	33,3	33,3	25	20
> 60	100	33,3	33,3	25	10	100	33,3	33,3	25	30
> 50	100	33,3	33,3	25	10	100	33,3	33,3	25	40
> 40	100	33,3	33,3	25	10	100	66,7	33,3	50	50
> 30	100	33,3	33,3	25	20	100	66,7	67,7	50	60
> 20	100	66,7	33,3	25	30	100	100	100	75	60
> 10	100	100	66,7	50	50	100	100	100	75	60
> 0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

det undersökta samhället är och föreslår som lämpligt mått på denna höjd ordinatan vid > 80 % provytor.

Nu har KYLIN, som han själv påpekat (1923 b), konstruerat dessa kurvor felaktigt. Min tabell 1, vänsterhalvan, visar hur KYLINS tab. 3 sid. 209 skulle sett ut. (Arterna äro som hos KYLIN placerade på sina sannolikaste platser, d. v. s. det förutsättes att provyteantalet är mycket stort). Ordinatorna för > 80 % provytor av KYLINS standardstorlek (alltså = medelarealen för den individrikaste arten inom samhället) äro noll för alla samhällena. Väljes som enhet för ytan inverterade värdet av arternas inom samhället medelindividtäthet, får man siffrorna i högra halvan av tab. 1. Om man ritar upp dessa kurvor, skall man finna att kurvorna för samhällena *b*—*e* komma att ligga intrasslade i varandra till en härva, som skäres av kurvan *a*. I detta fall blir ordinatan över punkten > 80 % lägst för kurvan *a*, tvärt emot vad den är i KYLINS figur 7.

Men även om de riktigt konstruerade SF-%-kurvorna skulle visat en viss systematisk skillnad i höjd med graden av disfrekvens, vid användning av provytor svarande mot medelindividtätheten, skulle dock samma skäl som anfördes ovan för artarealkurvan tala emot varje försök att generellt ur de empiriska kurvornas höjd utläsa något om graden av disfrekvens hos de undersökta samhällena. Tillämpningen på detta nya fall av mina argument torde icke behöva särskilt utföras.

De av KYLIN sidd. 210—211 med spärrad stil anförda satserna äro sålunda, tagna efter orden, oriktiga.

Beträffande frågan om vad det är som betingar egendomligheterna i de empiriska F-%- och K-%-kurvorna uttalar KYLIN (1923 b sid. 455): »Vad som ligger under och genererar såväl F-%- som K-%-kurvorna för en given vegetation är fördelningskurvan för de i vegetationen ingående arternas medelarealer ... så snart den teoretiskt antagna fördelningskurvan fått sådan form, att den kan tänkas återfinnas i en i naturen given vegetation, har jag också fått fram teoretiska frekvenskurvor (Tabell 5 *d* och *e*), som visa god överensstämmelse med dem, som erhållits genom empirisk forskning». Uttalandet är mig något dunkelt, ej minst på grund av hänvisningen till tab. 5, som KYLIN själv insett vara felberäknad. Man får väl anta, att hänvisningen gäller de siffror, som borde stått i tab. 5. Då emellertid de fiktiva samhällena *d* och *e* efter vad man kan se av texten 1923 a ej avsetts vara olika de andra i något annat avseende än att inom dem de olika arternas individtätheter variera inom vidare gränser och förf. vid deras konstruktion f. ö. ej strävat att ge fördelningen längs täthetsskalan någon viss mer eller mindre aprioriskt sannolik form, utan tagit talvärdena på måfå, så synes meningen vara, att såsnart samhället uppvisar tillräckligt stora olikheter i täthet mellan arterna normala F-%-kurvor skola uppstå. Det är ju möjligt, att detta ej varit KYLINS mening, så mycket mer som det oriktiga i ett dylikt antagande klart framgår av deduktionerna i min uppsats 1923 (liksom senare av WICKSELLS 1924). Ett samhälle, inom vilket arterna fördela sig likformigt efter individtätheter, kan exempelvis uppvisa lika stora eller större dylika olikheter än KYLINS samhälle *e*, men ger ej upphov till normala F %-kurvor. Och man torde ej på förhand utan närmare motivering kunna påstå att en likformig fördelning efter individtätheter icke »kan tänkas återfinnas i en i naturen given vegetation».

Orsaken till den relativt stora överensstämmelsen mellan F-%-kurvorna för KYLINS samhälle *e* och dels de empiriska, dels mina teoretiskt härledda kan alltså icke ligga exempelvis i en överensstämmelse i fråga om distansen mellan de gränser, mellan vilka arternas täthetstal variera, utan måste sökas i formen för fördelningen av artmaterialet mellan gränserna för variationen. I själva verket har arternas fördelning på individfrekvensklasser — man får väl anta, av en slump, eftersom ingen motivering lämnats för valet av siffrorna — i KYLINS samhälle *e* blivit tämligen lika den som jag räknat med. I varje fall synes den mycket mer likna denna fördelningsform än både en

likformig fördelning efter medelarealer och efter individtätheter. Jämför mina figg. 2—4 jämte figurförklaringar.

Som avslutning på detta kapitel vill jag med vänligt tillstånd av docent WICKSELL meddela en av honom i brev till mig meddelad utredning angående sambandet mellan graden av disfrekvens och art-arealkurvans form samt om andra faktorer, som inverka på den senare.

Låt y_x vara antalet arter på en yta $= x$ i % av samtliga arter. Vi bilda naturliga logaritmen

$$l_x = \ln \left(\frac{100 - y_x}{100} \right).$$

Det inses lätt, eftersom i dylikt fall $y_x = 100\,(1 - e^{-k_0 x})$, att vid fullständig ekvifrekvens måste kurvan l_x bli en rät linje

$$l_x = -k_0 x,$$

där k_0 är den för alla arterna gemensamma tätheten.

Låt $f(k)\,dk$ vara relativa (procentiska) antalet arter med tätheten k till $k + dk$. Vi ha då

$$\text{medeltätheten } k_0 = \frac{1}{100} \int_0^\infty k\, f(k)\, dk \text{ och}$$

$$\text{medelavvikelsen } \sigma = \frac{1}{10} \sqrt{\int_0^\infty (k - k_0)^2\, f(k)\, dk}.$$

Ett gott mått på graden av disfrekvens torde vara

$$v = \frac{\sigma}{k_0}.$$

(Den s. k. variationskoefficienten är $= 100\ v$).

Man kan nu visa, att funktionen l_x kan utvecklas i serien:

$$l_x = -k_0 x + \frac{\sigma^2}{2} x^2 - k_3 x^3 + k_4 x^4 + \ldots$$

Medeltätheten k_0 erhålles således alltid med lätthet ur kurvans l_x tangent för $x = 0$ och σ^2 erhålles ur kurvans krökningsradie för $x = 0$.

Emellertid är ju kurvan vanligen bra dåligt bestämd för mycket små ytor (x nära 0).

Bestämmer man k_0, σ^2, k_3 och k_4 (de högre termerna kunna vanligen försummas) enligt minsta kvadratmetoden ur serien av värden på l_x, kan nog förhållandet mellan σ och k_0 rätt väl bestämmas. I varje fall synes, att kurvan l_x är desto krokigare, ju större graden av disfrekvens är.

Koefficienterna k_3 och k_4 kunna visas vara

$$k_3 = -\frac{1}{3} S\sigma^3$$

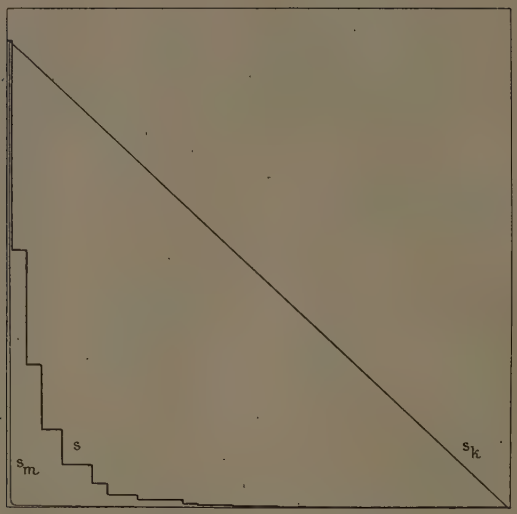

Fig. 2. Kurvan *s:* Den primära frekvensfördelningen hos ståndortsmaterialet, om ståndorterna bildas genom kombination slumpvis av tre variabla ekologiska faktorer med vardera tio gradationer. Abskissor = ståndorternas nummer om de ordnas i en serie med fallande frekvens; ordinator = resp. ståndorters punktfrekvenser (d. v. s. den del av ytan, som de intaga; om endast en faktor vore bestämmande, skulle kurvan vara hälften av en binomialkurva). Ståndorter, som upptaga mindre än en tvåmilliondel av ytan, äro ej medtagna. Förhållandet mellan den högsta och den lägsta av de medtagna ståndortsgruppernas frekvenser är omkring 23,400. Till jämförelse visar kurvan s_k en likformig fördelning efter en skala av punktfrekvenser och kurvan s_m en likformig fördelning efter inverterade punktfrekvenser (motsvarande "medelarealer") mellan samma gränser. — Anm. Den här och i fig. 3—4 använda metoden att åskådliggöra den primära frekvensfördelningen ansluter sig till mina grafiska framställningar 1923. För att få fördelningskurvor av tätheten motsvarande WICKSELLS fig. 1 etc. har man att efter lämplig klassindelning för varje täthetsklass ta ut projektionen på x-axeln av det stycke av min kurva, som representerar tätheter liggande mellan klassgränserna, och avsätta längden av denna projektion som ordinata i det nya systemet.

Fig. 2. La courbe *s:* représentation graphique du mélange des fréquences dans le matériel des stations de différent caractère écologique,

$$k_4 = \frac{1}{3} E\sigma^4$$

där S och E äro »snedheten» och »excessen» (jfr CHARLIER, Grunddragen) i variationen av täthetsstalen k, definierade:

$$S = -\frac{\frac{1}{100}\int_0^\infty (k - k_0)^3 f(k)\, dk}{2\sigma^3};$$

$$E = \frac{\frac{1}{100}\int_0^\infty (k - k_0)^4 f(k) dk - 3\sigma^4.}{8\sigma^4}$$

Sätta vi alltså

$$x\sigma = \xi$$

fås den enkla formlen $l_x = -\frac{1}{v}\xi + \frac{1}{2}\xi^2 + \frac{1}{3}S\xi^3 + \frac{1}{3}E\xi^4 + \ldots$, varav framgår, att kurvans form beror på variationskoefficienten v, snedheten S och excessen E, och endast på dessa, för så vitt dessa räcka till för att karaktärisera formen av kurvan $f(k)$.

WICKSELLS utredning synes mig fullständigt bekräfta min uppfattning. Om till ytenhet tages dm², m² eller annat absolut ytmått, beror den hastighet, varmed kurvan stiger vid utgångspunkten, på samhällets medeltäthet; dess krökning nära utgångspunkten är beroende av graden av disfrekvens, men krökningsradien torde vara svår att bestämma; och kurvans vidare förlopp bestämmes, förutom av disfrekvensen, av snedheten och excessen hos fördelningskurvan för arterna längs en individtäthetskala. För ett disfrekvent samhälle med negativ snedhet hos denna fördelningskurva kan sålunda WICKSELLS logaritmiska kurva förete S-form, i det den först kröker sig åt ena hållet på grund av x^2-

ROMELL 1920. Abscisses: les n:os des stations si elles sont rangées en une série de fréquence décroissante; ordinées: probabilités élémentaires des stations correspondantes (c. à d. la partie de la surface qu'elles occupent; si un seul facteur déterminait la différence des stations, la courbe serait la moitié d'une courbe binomiale). Les stations qui occupent moins que 1/2000000 de la surface sont exclues. Le rapport entre la fréquence la plus élevée et la plus basse des stations restantes est environ 23,400. — Pour la comparaison sont dessinées les courbes correspondantes s_k et s_m pour des mélanges où le matériel de stations est réparti uniformément, entre les mêmes limites de fréquence qu'auparavant, le long d'une échelle respectivement de probabilités élémentaires et de valeurs inverses de celles-ci (correspondant à des "aires moyennes").

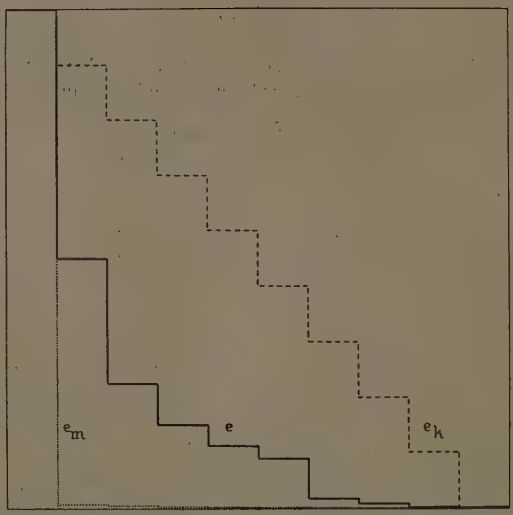

Fig. 3. Kurvan *e*: Den primära frekvensfördelningen inom KYLINS samhälle *e*, framställd på motsvarande sätt som ståndortsfrekvenserna fig. 2. Abskissor: arternas (artgruppernas) nummer i artserien, om de ordnas efter fallande individtäthet. Ordinator: resp. arters individtätheter. Den frekventaste och den minst frekventa gruppens tätheter förhålla sig som 1000: 1. Till jämförelse visar kurvan e_k en likformig fördelning efter individfrekvenser och kurvan e_m en likformig fördelning efter medelarealer hos de tio artgrupperna mellan samma gränser.

Fig. 3. La courbe *e*: représentation graphique du mélange des fréquences dans le groupement fictif *e* de KYLIN (1923 a). Construction correspondant à celle dans la fig. 2. Abscisses: les nos des espèces (groupes d'espèces) si elles sont rangées en une série décroissante de fréquences individuelles. Ordinées: fréquences (nombres d'individus par unité de surface) des espèces respectives. Le rapport entre les fréquences individuelles de la plus fréquente et de la moins fréquente des espèces est 1000: 1. — Pour la comparaison sont dessinées les courbes correspondantes e_k et e_m pour des mélanges de dix groupes d'espèces dont respectivement les fréquences individuelles et les "aires moyennes" (valeurs inverses des fréquences individuelles) se rangent linéairement entre les mêmes extrêmes (1000: 1) de fréquence.

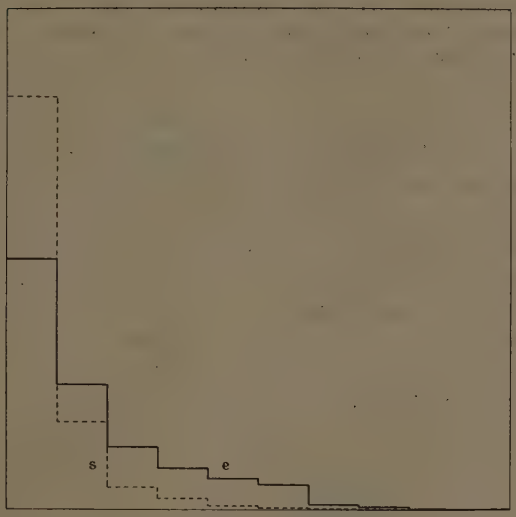

Fig 4. Jämförelse mellan frekvensfördelningen inom KYLINS samhälle *e* och mina ståndortsfrekvenser fig. 1. De senare omräknade till medeltal för varje 10 % av materialet och kurvorna återförda till samma yta.

Fig. 4. Comparaison entre le mélange des fréquences dans le groupement *e* de KYLIN et celui dans le matériel de stations fig. 2, réuni dans 10 groupes, chacun embrassant 1/10 du matériel. Les deux courbes sont réduites à la même surface de papier.

termen, men sedan åt andra hållet på grund av x^3-termen. Det är alltså mycket väl möjligt, att artarealkurvan för ett högst disfrekvent samhälle kan inom det genom observationerna bestämda området hela vägen hålla sig helt nära den för ett fullständigt ekvifrekvent. Härför fordras blott att fördelningskurvan för tätheterna har en viss form.

Här är ytterligare att märka, att graden av disfrekvens, såsom WICKSELL definierar den, sammanhänger med formen för artmaterialets fördelning på täthetsklasser. Sålunda får exempelvis vid en fullständigt likformig fördelning av artmaterialet efter individtätheter mellan 0 och k' WICKSELLS uttryck v för disfrekvensen alltid samma värde, oberoende av värdet av gränsen k'. D. v. s., om blott fördelningen har den nämnda formen, så är

disfrekvensen enligt WICKSELLS definition lika stor vare sig individtätheterna för arterna variera mellan (ett värde nära) noll och tio eller mellan noll och tiotusen.

V. Artarealkurvans form under olika förutsättningar om den primära frekvensfördelningen.

Då redan av min uppsats 1923 framgår, att F-%-kurvorna få helt olika karaktär vid olika primär frekvensfördelning (fördelning av artmaterialet på medelareal- eller individtäthetsklasser) och då de olika slagen av växtsociologiska statistiska kurvor äro relaterade till varandra (jfr WICKSELL 1924), så kunde det tyckas onödigt att särskilt skärskåda artarealkurvan. Denna har emellertid en fördel framför F-%-kurvan, i det dess karaktär ej som den senares ändras med antalet provytor, en egenskap hos F-%-kurvan som rätt betydligt försvårar deduktionen resp. jämförelsen mellan teoretiskt härledda och empiriska kurvor (jfr WICKSELL sid. 33 ff.).

I min uppsats 1923 undersökte jag konsekvenserna för F-%-kurvans del av tre enkla antaganden om den primära frekvensfördelningen: likformig fördelning av artmaterialet efter medelarealer, likformig fördelning efter individtätheter samt fullständig ekvifrekvens hos samhället. Artarealkurvans form under samma förutsättningar har härletts dels av KYLIN, dels av WICKSELL (liksom alltid, under förutsättning av normal dispersion).

Vid likformig fördelning av artmaterialet efter en skala av medelarealer (WICKSELL 1924 sid. 37) blir artarealkurvan för ej för stora ytor approximativt en rät linje. Konsekvensen av detta antagande står alltså i frappant motsats till det empiriskt funna sambandet, ty hurudant detta nu i detalj är beskaffat, lineärt är det i varje fall icke. ARRHENIUS' empiriska närmeformel, som just gäller för små ytor, säger som bekant att sambandet mellan ytornas logaritmer och artantalens logaritmer är lineärt.

Artarealkurvans ekvation vid likformig fördelning efter

individtätheter har även härletts av Wicksell (s. 37). Så länge produkten $k'x$ (jfr Wicksell a. st.) är stor, innebär formeln, att sannolika artantalet faller lika mycket om provytan minskas från 1 till $1/2$ som om den minskas från $1/2$ till $1/3$ eller från $1/3$ till $1/4$ och så vidare. Om artantalet minskas med ett visst belopp, när provytan minskas till hälften, fallet det alltså med (något mindre än) dubbla detta belopp, när ytan än en gång halveras, och med (något mindre än) det fyrdubbla mot första gången vid nästa halvering av ytan, och så vidare. Vid mindre ytstorlekar inverkar $e^{-k'x}$ alltmera, så att den nämnda regeln upphör att gälla och slutligen tvärtom minskningen av materialet blir mindre för var gång ytan halveras.

Ett tredje enkelt antagande om den primära frekvensfördelningen är, att alla arter ha samma individfrekvens k. Detta är den förutsättning, som ligger till grund för konstruktionen av Kylins artarealkurva a. Ekvationen för kurvan är:

$$y = n\,(1 - e^{-kx})$$

där y är sannolika artantalet på ytan x, där n är det undersökta samhällets totala artantal och k är det för alla arterna gemensamma individantalet pr ytenhet. I ord uttryckt: artantalet stiger, för var gång ytan ökas med ett visst absolut belopp, med en viss % av det antal arter som ännu fattas till det totala antalet. Värdena av $1 - e^{-x}$ finnas tabulerade i Kylins tabell 2. Efter dessa värden är det alltså mycket lätt att skaffa sig en föreställning om kurvans gång. För små värden på kx är artantalet mycket nära proportionellt mot ytan. Från $kx = 6$ och uppåt är artantalet konstant, då vid värdet 6 praktiskt taget det fulla artantalet är uppnått. I övergångsintervallet är sambandet på en sträcka ungefär mellan $kx = 0{,}5$ och $kx = 2$ mycket nära sådant, att artantalet stiger med samma absoluta belopp varje gång ytan mångfaldigas ett visst antal gånger.

Skillnaden mellan de olika arealkurvorna och graden

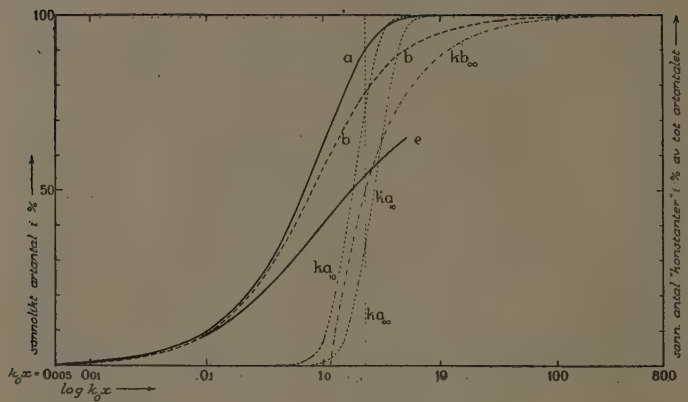

Fig. 5. Kurvorna *a, b* och *e;* Sambandet mellan logaritmen för ytan (ytenhet = inverterade värdet av arternas medelindividtäthet k_0 inom samhället) och sannolika artantalet å ytan, dels (kurvan *a)* för ett fullständigt ekvifrekvent samhälle (KYLINS samhälle *a*) d. v. s. där alla arter ha medelindividtätheten k_0, dels (kurvan *b*) för ett samhälle där arterna fördela sig likformigt längs en individfrekvensskala från 0 till 2 k_0, dels slutligen (kurvan *e*) för KYLINS samhälle *e*. — Kurvorna *ka* och *kb:* Sambandet mellan logaritmen för provytestorleken (samma ytenhet som för de förra kurvorna) och sannolikt antal arter i konstantklassen för de kurvorna *a* och *b* motsvarande samhällena respektive. Indices beteckna det antal provytor, med vilken analysen tänkes utförd. Skillnaden mellan kurvorna ka_{10} och $k'a_{10}$ är den, att i förra fallet som konstanter medräknats arter, som träffas på nio provytor av tio, i senare fallet endast de som träffas på alla tio ytorna.

Fig. 5. Les courbes *a, b* et *e:* le rapport entre le logarithme de la surface (étalon = valeur inverse du nombre moyen k_0 d'individus par unité de surface pour toutes les espèces du groupement) et le nombre probable d'espèces sur la surface: *a* pour un groupement équifréquent (*a* de KYLIN), donc où toutes les espèces ont la même fréquence individuelle k_0; *b*, pour un groupement où le matériel d'espèces est uniformément réparti sur des classes de fréquence individuelle entre 0 et 2 k_0; *e* pour le groupement *e* de KYLIN. — Les courbes *ka* et *kb:* le rapport entre le logarithme de la surface (même étalon) et le nombre probable d'espèces dans la classe des "constantes" pour les groupements correspondant aux courbes *a* et *b* respectivement. Les indices désignent le nombre d'aires-échantillons employées dans l'analyse.

av överensstämmelse med empiriskt funna samband är lättast att se, om man som GLEASON (1922) avsätter ytorna, men icke artantalen, logaritmiskt. I fig. 5 har jag på detta sätt framställt sambandet mellan provytornas logaritmer och sannolika artantalet på ytan, dels för KYLINS samhälle *a* (kurvan *a*), dels för ett samhälle, där arterna fördela sig likformigt från 0 till k' längs en individfrekvensskala (kurvan *b*), dels slutligen för KYLINS samhälle *e* (kurvan *e*). Som abskissor äro avsatta logaritmerna för $k_o x$, där x betyder provytestorleken och k_o medelindividtätheten för arterna inom samhället. För KYLINS samhälle *a* är således $k_o = k'$, men i samhället med likformig fördelning av arterna efter individtätheter är $k_o = k' : 2$, om k' på bägge ställena som förut och som hos WICKSELL betyder den frekventaste artens individtäthet. Som ytenhet har alltså valts $1 : k_o$, d. v. s. den medelyta pr individ, som motsvarar medelindividtätheten hos arterna inom samhället. (Jfr ovan avd. IV).

Skillnaden mellan kurvorna *a* och *b* är ganska obetydlig, trots det inom de fingerade samhällen, vilkas artarealkurva de återgiva, variationen av arternas täthetstal i ena fallet är ingen, i det andra omfattar en intervall mellan 0 och vilket uppgivet värde som helst. Båda kurvorna äro krökta åt motsatt håll för små och för stora ytor, de sammanfalla nästan både för värden å $k_o x$ mellan 0 och 0,3 och för värden över 100 och skilja sig dessemellan ingenstädes mer än på 12 % arter. Kurvan *e* förlöper avsevärt lägre, men liknar f. ö. de andra rätt mycket. Även den har S-form och inflektionspunkten ligger liksom för de båda andra ungefär över $k_o x = 1$.

Se vi däremot på fig. 6, så finna vi kurvor som synas ha ett väsentligt annat förlopp. Låt oss först betrakta de heldragna kurvorna. De visa gången av det genomsnittliga

---

Pour la difference des courbes ka_{10} et $k'a_{10}$, cf. le texte. — Les nombres d'espèces et de »constantes» sont donnés en % du nombre total d'espèces du groupement analysé.

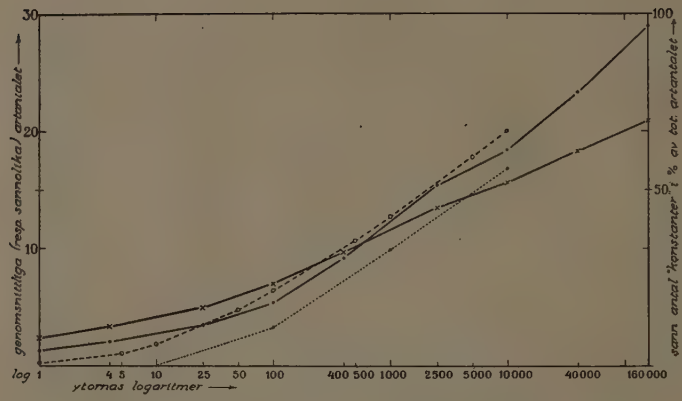

Fig. 6. De heldragna kurvorna: sambandet mellan logaritmen för ytan och genomsnittliga artantalet pr provyta inom två naturliga associationer. Kurvan med punkter representerar Du Rietz' *Parmelia-omphalodes*-association, halofytvarianten, kurvan med kryss samme författares *Lecanora-deusta*-association. Ytenhet 1 cm ^{2}. — Den streckade kurvan: sambandet mellan logaritmen för ytan och sannolika artantalet å denna inom ett samhälle, där arternas frekvenser = ståndorternas vid fri kombination slumpvis av de ekologiska faktorerna. Antaget utgångsvärde för beräkningen: 20 arter å 10,000 cm ^{2}. — Den prickade kurvan: sambandet mellan provytestorlekens logaritm och sannolikt antal arter i konstantklassen vid ∞ provyteantal, enligt de sistnämnda förutsättningarna.

Fig. 6. Les courbes à lignes ininterrompues: le rapport entre le logarithme de la surface de l'aire-échantillon et son nombre moyen d'espèces, pour deux groupements végétaux naturels. Des deux courbes, celle aux points représente le groupement de *Parmelia omphalodes*, variante d'halophytes, celle aux croix le groupement de *Lecanora deusta*, d'après les relevés de M. Du Rietz. Unité de surface 1 cm^2. — La courbe à pointillé droit: le rapport entre le logarithme de la surface de l'aire-échantillon et la valeur probable de son nombre d'espèces pour un groupement où les espèces sont coordinées aux stations écologiques formées par combinaison fortuite de trois facteurs écologiques à dix gradations chacun (cf. Romell 1920 et fig. 2 ci-dessus). Pour la comparaison avec les courbes empiriques, la valeur de 20 espèces à 10,000 cm^2 a été arbitrairement fixée. — La courbe pointillée: le rapport entre le logarithme de la surface de l'aire-échantillon et le nombre probable d'espèces dans la classe des "constantes", pour un

artantalet pr ruta i två naturliga växtsamhällen, som undersökts av Du Rietz. Jag har valt dessa, därför att de representera det bästa jämförelsematerial, som jag kunnat finna vid en bläddring i litteraturen, i det att statistiken utsträckts till högst betydligt olika ytstorlekar. Båda kurvorna visa en svag krökning uppåt, som blir allt svagare vid större ytstorlekar, så att förloppet så småningom blir nära lineärt. Även Gleason fann för sin »aspen association» i Michigan, att sambandet mellan ytornas logaritmer och artantalet å ytan var approximativt lineärt. Vad Du Rietz' båda lavassociationer angår, så visar den ena detta approximativt lineära förlopp mellan ytorna 100 och 160000, d. v. s. inom ett ytförstoringsintervall av 1600 gånger. Det förtjänar kanske påpekas, att med det valda framställningssättet (ytorna logaritmerade) längden längs abskissaxeln av den sträcka, på vilken kurvorna förlöpa rätlinigt, är oberoende av den valda enheten för ytan, samt att ett rätlinigt förlopp hos kurvan betyder, att artantalet ökas med samma absoluta belopp för varje gång ytan mångfaldigas ett visst antal gånger.

Det är alltså en påfallande skillnad mellan de teoretiska kurvorna fig. 5 och de båda empiriska fig. 6. De förra förlöpa approximativt lineärt endast inom ett litet intervall på ömse sidor om inflektionspunkten. Däremot överensstämmer den streckade kurvan fig. 6 som man ser nära med de empiriska. Detta är en teoretisk artarealkurva, konstruerad efter min fig. 3 1923 och alltså återgivande den artarealkurva, som man har att vänta sig från de förutsättningar, att närvaron eller frånvaron av varje art å en viss fläck betingas av om en viss konstellation av ekologiska faktorer är realiserad där eller ej, samt att de olika ståndorterna inom associationen sammansättas av tre ekologiska

groupement ayant les qualités indiquées tout à l'heure. Le nombre d'aires-échantillons employé pour l'analyse est supposé ∞. Le nombre de »constantes» est donné en % du nombre total d'espèces du groupement (échelle à droite de la figure).

faktorer med vardera tio urskilda gradationer, vilka faktorer variera omkring sina medelvärden för området och sammansätta sig till olika faktorkombinationer (»ståndorter») efter den rena slumpens lagar.

Eftersom sannolika artantalet å en viss provyta är summan av sannolikheterna för samtliga arter för representation å provytan, representeras det sannolika artantalet å de fyra relativa ytstorlekarna 1, 10, 100 och 1000 i min fig. 3 (1923) av de resp. arealer, som i figuren begränsas av x-axeln, y-axeln och kurvan för sannolikheterna [1]. De av de fyra nyssnämnda kurvorna begränsade ytorna (fig. 3 1923) förhålla sig som 1 : 3,4 : 6,8 : 10,7. De provytestorlekar, som kurvorna hänföra sig till, förhålla sig som 1 : 10 : 100 : 1000. Vid upprepad ökning av provytestorleken i en viss proportion stiger alltså artantalet varje gång relativt allt mindre. Jag har räknat ut motsvarande värden för en del andra provytestorlekar. Den kompletterade serien (den som grafiskt framställts i fig. 6) ser ut sålunda:

Relativ provytestorlek:	1	5	10	50	100	500	1000	5000	10000
Relativt sannolikt artantal:	1	4,3	7,4	18,9	25,1	42,0	50,1	70,2	79,0
Differens för ökning 5 : 1		3,3		11,5		16,9		20,1	
Differens för ökning 2 : 1			3,1		6,2		8,1		8,8

Som man ser av differensserierna, är det för större ytor snarare den absoluta än den relativa artvinsten som är konstant vid förstoring av ytan i en viss proportion, dock visa differensvärdena hela tiden en stigande tendens. Den yta, som satts till 10 i den fullständigare serien, är den som förut sattes till 1 (den till vilken kurvan a i min fig. 3 1923 hänför sig). Jag har alltså ej följt artarealkurvan uppåt

[1] Däremot är det oriktigt att konstruera arealkurvan efter de antal arter, som för olika ytor få en viss minimisannolikhet att bli representerade på ytan, såsom jag gjort i en tidigare uppsats (Romell 1920; den av Kylin 1923 fig. 1 och Lundegårdh 1925 fig. 113 efter mig anförda kurvan är alltså något felaktig). Det fel, som jag då begick, är detsamma, fast i motsatt riktning, som Kylin gör, då han konstruerar sina SF-%-kurvor ur artarealkurvorna.

längre än till och med den yta till vilken min kurva *d* 1923 hänför sig. För att utsträcka räkningen till större ytor hade jag behövt göra om primärkalkylerna, ty vid stora provytestorlekar blir det framförallt de mycket lågfrekventa arterna som bli bestämmande för ökningen av artantalet. Vid de kalkyler som ligga under de siffror jag meddelat för den förutsättningen att arternas individfrekvenser förhålla sig som ståndorternas punktfrekvenser (Romell 1920, 1923 och här) har jag (jfr redogörelsen för kalkylerna i min uppsats 1920) dels skurit av de ekologiska faktorernas variationskurvor vid 3,96 σ, dels bortsett från alla kombinationer som uppta mindre än en tvåmilliondel av ytan.

Den stora överensstämmelsen mellan min teoretiska artarealkurva och de empiriska synes mig rätt anmärkningsvärd. I varje fall synes mig av de gjorda jämförelserna tydligt framgå, att även vid en viss uppgiven variationsbredd för arternas täthetstal långt ifrån vilken homogen artblandning som helst kan tänkas ge artarealkurvor, som överensstämma med de empiriska, och att överenstämmelsen eller icke-överensstämmelsen betingas av formen för den primära frekvensfördelningen, d. v. s. artmaterialets fördelning på individfrekvensklasser. Jag konstaterar vidare, att av alla teoretiskt härledda kurvor den som grundar sig på antagandet av en frekvensfördelning motsvarande ståndorternas utan jämförelse stämmer bäst med empiriska data. I själva verket synes mig överensstämmelsen mellan min teoretiska kurva och de båda empiriska vara så pass god, att man kunde hoppas att ur de av mig angivna premisserna härleda en lämplig approximationsformel för sambandet mellan yta och artantal, om man behöver en dylik, som stämmer längre än den av Arrhenius angivna rent empiriska formeln. För större ytor kunde måhända den empiriska formeln

$$y_{x'} - y_{x''} = c\,(\log\, x' - \log\, x'')$$

förtjäna prövas. Den leder, som Gleason påpekat, åtminstone ej till så absurda konsekvenser som Arrhenius' formel, om man utsträcker räkningen till mycket stora ytor.

VI. Sambandet mellan provytornas storlek och antalet arter i »konstant»-klassen vid olika primär frekvensfördelning.

I modern växtsociologi spelar som bekant begreppet »konstanta» arter eller »konstanter» en stor roll. Härmed menas arter, som vid en statistisk analys bli representerade å mer än 90 % av provytorna. Det kan ha sitt intresse att även något undersöka i vilken grad artmaterialets fördelning på individfrekvensklasser inverkar på sambandet mellan provytestorlek och antal »konstanta» arter. Dock är det tillsvidare på denna punkt svårt att anställa några jämförelser med empiriskt material, detta på grund av metodiska egenheter vid »konstansbestämningen» såsom den praktiseras av våra moderna växtsociologer (se nedan).

Redan tidigare (1920 och 1921) har jag i förbigående varit inne på frågan om sambandet mellan provytestorleken och antalet »konstanta» arter. Jag härledde ur vissa förutsättningar en kurva för sambandet mellan provytestorlek och det antal arter som bli »konstanter», och en jämförelse med den ur samma förutsättningar härledda kurvan för sambandet mellan ytstorlek och sannolikt artantal å ytan syntes mig visa att »ökningen av konstantantalet bör visa samma eller åtminstone likartat förlopp som ökningen av artantalet» (1921). Detta är emellertid endast riktigt i specialfall. Orsaken till min felbedömning var dels att jag, som ovan anfört, liksom Kylin sammanblandade sannolikt artantal och antal arter med minst en viss sanolikhet, dels att jag överhuvud ej analyserade problemet tillräckligt.

Liksom F-%-kurvornas sannolika form, varierar även det sannolika antalet arter som komma i »konstantklassen»[1] med det antal provytor som användas vid analysen. Enklast blir beräkningen för det fall att städse ett mycket stort antal provytor tänkes använt vid den statistiska analysen, så att man kan ge arterna deras sannolikaste platser. De nedan meddelade beräkningarna av formen för sambandet mellan provytestorlek och antal arter som bli »konstanter» avse i regel endast detta fall, men med ett exempel skall visas, att sambandets form blir ett annat om, i stället för ett mycket stort antal, varje gång endast 10 provytor användas för analysen.

Under förutsättning av ∞ provyteantal bli »konstanter» alla arter med sannolikhet $> 0{,}9$ att komma med å en provyta x, d. v. s.

---

[1] Detta är icke självklart, enär F-%-statistiken avser %-tal av de inom rutorna representerade arterna, men konstantantalet räknas absolut eller i % av samtliga arter.

vid normal dispersion alla med täthetstal $> \frac{1}{x \cdot \log e}$. Deras antal representeras i mina figg. 1, 2 (vänsterhalvan) och 3 ROMELL 1923 av projektionen på x-axeln av den del av sannolikhetskurvan som ligger över 0,9.

Om artantalet är likformigt fördelat mellan gränserna m_1 och m_2 längs en skala av medelytor pr individ (a. st. fig. 1) är (hela vägen, ända tills alla arter blivit konstanter) längden av denna projektion en lineär funktion av provytestorleken och dessutom, om den undre gränsen ligger tillräckligt lågt, approximativt direkt proportionell mot provytestorleken. Sambandet mellan provytestorlek och sannolikt antal arter i konstantklassen blir alltså i detta fall inom ett vidsträckt område mycket nära likadant som mellan ytan och sannolika artantalet på ytan.

Om artmaterialet är likformigt fördelat från noll[1] till k' längs en individfrekvensskala (a. st. fig. 2) är den nämnda projektionen på x-axeln $= 0$ för provytor mindre än ett visst värde, nämligen det, för vilket sannolikhetskurvan just når upp till 0,9. Detta inträffar för $k'x = 2{,}30$, eller för $k_0 x = 1{,}15$ (bokstävernas betydelse samma som hos WICKSELL och ovan under IV och V) d. v. s. för en provytestorlek 15 % större än den medelareal, som svarar mot arternas medelindividtäthet inom samhället. För större provytestorlekar blir den nämnda projektionen = hela det utritade stycket av x-axeln minus abskissan för skärningspunkten mellan sannolikhetskurvan och en linje parallel med x-axeln på höjden 0,9. Eftersom sannolikhetskurvorna för alla olika provytestorlekar representera stycken av en och samma kurva, blott med olika längdskala i omvänd proportion till provytestorleken, så varierar den nämnda abskissan för skärningspunkten proportionellt mot $\frac{1}{x}$ om x är ytan. Sambandet mellan provytestorleken x och sannolika konstantantalet k_x uttryckt i % av samhällets hela artantal blir enligt det sagda

$$k_x = 100 \left(1 - \frac{\rho}{x}\right)$$

$$\left[\rho = \frac{1{,}15}{k_0},\ x > \rho\right]$$

eller om den ytstorlek ρ, där konstanter just börja uppträda, tas till enhet för ytan:

$$k_x = 100 \left(1 - \frac{1}{x}\right)$$

$$[x > 1]$$

[1] Jfr anmärkningen överst å sid. 29 hos WICKSELL 1924.

Sambandet mellan *ytornas logaritmer* och det sannolika antalet arter i konstantklassen åskådliggöres av kurvan kb_∞ fig. 5. En jämförelse mellan arealkurvan *b* för sannolika artantalet å provytan och kb_∞ för sannolika antalet arter i konstantklassen visar att (vid mycket stort provyteantal!) konstanter börja uppträda vid en provytestorlek ($= \rho$) å vilket det sannolika artantalet är 61 % av samhällets totala. Konstantantalet stiger därefter raskt, så att det för dubbla denna yta redan är 50 % (samtidigt har sannolika artantalet på ytan stigit från 61 % till 78 %). För varje ny fördubbling av ytan blir konstantökningen hälften av vad den var under nästföregående intervall. Sambandet får alltså samma form som sambandet mellan yta och sannolikt artantal vid *stora* provytor (jfr ovan avd. II). Kurvan närmar sig liksom sannolika artantalet asymptotiskt värdet 100 %. Vid 50 ρ är konstantantalet 98 %, det sannolika artantalet 99 %.

För ett fullständigt ekvifrekvent samhälle (Kylins samhälle *a*) komme arealkurvan för konstantantalet, konstruerad på samma sätt som i föregående fall (alltså för ∞ många provytor) att sammansättas av tre räta linjer, bildande en S-kurva med räta vinklar vid brytningspunkterna (fig. 5 kurvan ka_∞). Konstantantalet är 0 för provytor under $2{,}303 : k$, och 100 % för provytor större än $2{,}303 : k$. Tänker man sig nämligen sannolikhetskurvor konstruerade för detta samhälle på samma sätt som i figg. 1, 2 och 3 i min citerade uppsats 1923, så bli dessa räta linjer parallela med x-axeln. Antingen ligger alltså hela linjen eller också ingen del därav över y-värdet 0,9, då $kx = 1 : \log e$ och $x = 2{,}303 : k$. Ännu enklare får man kurvan ka_∞ ur arealkurvan för artantalet (fig. 5 ovan, kurva *a*) genom att dra en linje lodrätt genom den punkt där kurvan *a* når 90 %. Ty ett sannolikt artantal av 90 % betyder i ett ekvifrekvent samhälle att alla arterna ha sannolikheten 0,9 för representation å ytan i fråga. Konstanter börja alltså vid användning av ∞ många provytor att uppträda vid en provytestorlek, å vilken det sannolika artantalet är 90 %; alla arterna bli där med ett slag konstanter.

För ett fullständigt ekvifrekvent samhälle är det rätt enkelt att konstruera arealkurvor för konstantantalet även under förutsättning att ett begränsat antal provytor användes vid analysen. Jag har utfört beräkningen för 10 provytor. Om man kallar för »konstanter» arter som vid analysen komma med å minst 9 rutor av 10 så blir[1] antalet arter som sannolikt komma i »konstantklassen», i % av samtliga arter:

---

[1] Sannolikheten p_n för en (normalt dispergerad) art med individ-

$$k_x = 100 \left[\binom{10}{9} \frac{(e^{kx} - 1)^9}{e^{10\,kx}} + \binom{10}{10} \frac{(e^{kx} - 1)^{10}}{e^{10\,kx}} \right]$$

eller efter förenkling:

$$k_x = 100 \frac{(e^{kx} - 1)^9}{e^{10\,kx}} \left(e^{kx} + 9 \right).$$

Genom att beräkna k_x för en del olika värden å kx har jag konstruerat kurvan ka_{10} fig. 5. Kurvan $k'a_{10}$ i samma figur får man, om konstanter definieras så att som sådana räknas endast arter som förekomma på alla 10 av 10 undersökta rutor.

En jämförelse av kurvorna ka_{10} och $k'a_{10}$ med kurvan ka_∞ visar, att formen för sambandet mellan provytestorlek och sannolikt konstantantal varierar med det antal provytor som användas vid analysen. För provyteantal mellan 10 och ∞ måste kurvan ligga emellan ka_{10} och ka_∞ och med växande provyteantal alltmer närma sig den senares g.stalt.

Även det skarpa hörnet vid ρ i kurvan kb_∞ bör bli avrundat vid användning av ett begränsat provyteantal, så att också denna kurva får S-form.

Till sist vilja vi söka sambandet, vid användning av många provytor, mellan provytestorlek och antal arter i konstantklassen under de förutsättningarna att arterna äro koordinerade med sina bestämda ståndorter och att dessa senare sammansättas genom kombination slumpvis av tre variabla ekologiska faktorer. Om man å figur 3 i min citerade uppsats 1923 uppmäter projektionen å x-axeln av de stycken av sannolikhetskurvorna som ligga över 0,9 och avsätter dessa längder som ordinator och de tillhörande *ytornas logaritmer* som abskissor (se fig. 6, den prickade kurvan) så skall man finna att sambandet blir **nära lineärt** inom ett intervall av 100 gångers ytförstoring. I detta fall, liksom i det första, vid likformig fördelning av artmaterialet längs en skala av medelytor pr individ, (och delvis i det andra fallet, likformig fördelning längs en individfrekvensskala) synes alltså sambandet mellan provytestorlek och antal arter i konstantklassen bli »samma eller åtminstone liknande» som sambandet mellan yta och artantal, men så är ingalunda fallet generellt.

---

tätheten k pr ytenhet att bli representerad å just n stycken av N utlagda provytor, var och en av storleken x ytenheter, är

$$p_n = \binom{N}{n} \cdot (1 - e^{-kx})^n \cdot e^{-(N-n)kx} = \binom{N}{n} \frac{(e^{kx} - 1)^n}{e^{Nkx}}.$$

Denna formel har förste aktuarie JOSEF ÖSTLIND varit nog vänlig att giva mig. WICKSELL påpekar att formeln är ett specialfall av hans (10) sid. 34 (1924).

Vill man göra en jämförelse mellan den för ett visst fall härledda och den empiriskt funna gången hos ökningen av arter i konstantklassen vid växande provytestorlek bör man närmast inskränka sig till en jämförelse med empiriskt material som avser säkert homogena objekt. Dylikt material ha växtsociologerna ibland samlat under arbetet med »minimiarealbestämningar». Deras övriga material, samlat under arbetet med »konstansbestämning», kan däremot ej utan vidare användas för jämförelse, då det som redan ovan s. 268 antytt medvetet samlats så att det avser objekt som inom en viss ram (= »associationen») äro så heterogena som möjligt (d. v. s. representerar så många och olika »varianter» som möjligt; jfr exempelvis Du Rietz 1921 a p. 153, 165, 172 och 220). Visserligen synes som ovan påpekat K-%-kurvornas form tyda på att den statistiska olikheten mellan K-%-materialet och F-%-materialet i allmänhet är betydligt mindre än vad man skulle vänta sig med utgångspunkt från den använda arbetsmetoden.

Men även det föreliggande materialet av den förstnämnda kategorien bör omarbetas, om man vill anställa en jämförelse. Materialet har nämligen ej sällan samlats på det sätt, att ett relativt fåtal stora rutor suksessive slås sönder i allt mindre rutor. »Konstant»-siffrorna för de små ytorna grunda sig i dylika fall på en analys med ett mycket större provyteantal än siffrorna för de större ytorna. Efter vad ovan sagts om kurvan ka_{10} och ka_{∞} är det lätt att inse, att den form för sambandet mellan provytestorlek och antal arter i konstantklassen, som man finner, om man använder siffrorna sådana som de föreligga, kan bli en annan än den man skulle funnit om hela vägen samma antal provytor skulle använts vid analysen. Antag att ett ekvifrekvent samhälle analyseras på sätt som ofta brukas vid en »minimiarealbestämning», med sönderslagning suksessive av ett fåtal stora rutor. Arealkurvan för konstantantalet skulle då för små ytor mera närma sig förloppet ka_{∞}, för stora ytor mer förloppet ka_{10}. D. v. s. kurvan skulle bli osymmetrisk, dess utseende skulle närma sig kb_{∞}. I ord uttryckt, konstantökningen skulle vid små ytor visa ett relativt hastigare, vid stora ytor ett relativt långsammare förlopp, än det som skulle framgå av en likformigt utförd statistik. Emellertid är det lätt att, när originalmaterialet finnes tillgängligt, återföra siffrorna på hela vägen samma provyteantal genom att sammanföra de små ytorna i grupper med ett provyteantal lika med det som använts för de största ytorna.

VII. Slutord.

Då jag i det föregående vid flera tillfällen föranletts att kritisera Kylins tankegångar, är det mig en särskild glädje att härmed till sist uttryckligt framhålla, att enligt min mening Kylins hela grepp på frågorna likväl icke blott är principiellt riktigt, utan det enda riktiga. Sannolikhetskalkylen är enligt både Kylins och min uppfattning det verktyg, som bör användas för att analysera de statistiska data, som växtsamhällsstatistiken samlat. Först efter en dylik analys kan man yttra sig om vad som eventuellt kan utläsas ur de karakteristiska drag, som materialet erbjuder, och först efter en dylik analys kan man överskåda möjligheterna att förstå och förklara dessa karakteristiska drag.

En kritisk teoretisk genomarbetning av växtsamhällsstatistiken torde vara, om icke absolut nödvändig, så dock i allra högsta grad önskvärd redan ur omedelbart metodisk synpunkt, ty det vore åtminstone rationellt om insamlingen av materialet lämpade sig efter de statistiska problem som skola besvaras, och dessa statistiska problem kunna knappast ens formuleras utan en teoretiskt statistisk analys av objektets viktiga egenskaper. Arbetar man blott på utan någon dylik eftertanke, så kan man riskera, att själva det insamlade materialet blir skäligen värdelöst eller åtminstone mycket mindre värdefullt än det eljes med samma arbete kunde blivit. Man kanske vill invända, att det ofta ej gäller några statistiska problem alls, t. ex. då man blott avser att beskriva ett växtsamhälle så objektivt som möjligt. Raunkiær t. ex. anger en gång ändamålet med den statistiska undersökningen vara att få sådana data, att växtsamhället med ledning av dem kan reproduceras med konst, sedan originalet blivit utrotat. För att avgöra om man med Raunkiærs metod når detta mål måste man likväl tänka efter, om man på grundval av de nakna F-%- och A-%-värdena för de olika arterna kan ge tillräckliga instruktioner åt den trädgårdsmästare, som skall naturtroget nyskapa

samhället. Hur många plantor pr hektar skall han taga av en växt med exempelvis F-% 50 och var skall han sätta dem? Man är därmed genast inne på frågan om sambandet mellan individfrekvenser och F-%, och man finner vid närmare eftertanke, att RAUNKIÆRS data ej äro tillräckliga för samhällets rekonstruktion. Man behöver därutöver åtminstone lämpliga uttryck för dispersionen och för den eventuella attraktionen eller repulsionen mellan arterna.

Å andra sidan anser jag det framgå bl. a. ur vad jag i denna uppsats och tidigare anfört, att en ordentlig teoretisk genomarbetning av de statistiska problem, som knyta sig till växtsamhällsstatistiken, kan väntas bli fruktbärande även på annat sätt än rent metodiskt. Det synes ej omöjligt, att viktiga och intressanta upplysningar om växtsamhällenas konstitution och kanske om de faktorer, som betinga denna, kunna vinnas ur statistiska egenheter hos materialet, såsom den växtsociologiska upsalaskolan hävdat.

En tillfyllestgörande sannolikhetsteoretisk behandling av de föreliggande problemen är emellertid så långt ifrån var mans sak, att den tvärtom kräver synnerligen stora kvalifikationer hos sin man. För att verkställa en ordentlig dylik genomarbetning fordras icke blott att fullständigt behärska den matematiska apparaten, utan även att kunna smidigt anpassa deduktionerna efter naturen hos det ifrågavarande objektet. Det är t. ex. icke tillfredställande att ständigt räkna med normal dispersion utan att undersöka, i vad mån detta är berättigat. Som jag ovan visat, torde det icke ens vara tillåtligt att räkna med en och samma typ av dispersion hos de använda enheterna vid olika provytestorlekar för ett och samma växtsamhälle. Ett beaktansvärt försök att behandla fall med icke normal dispersion har gjorts av EGGENBERGER & POLYA (1923), men något ordentligt grepp på dessa frågor torde man ej få, förrän först och främst homogenitetsproblemet blivit ordentligt utrett.

Vad som främst är av nöden är att finna metoder att

på ett generellt och tillräckligt enkelt sätt teoretiskt behandla objekt med den mosaikartade struktur, som är utmärkande för en naturlig vegetation, och vidare att på en gång mera generellt och mer i detalj undersöka betingelserna för uppkomsten av kurvor med de empiriskt funnas karaktärer. Då enligt vad jag visat dessa betingelser icke äro uppfyllda, när artmaterialet fördelar sig likformigt efter medelarealer eller individfrekvenser — de två antaganden, som ligga närmast till hands, om man skall gripa några fullständigt ur luften — men däremot synas vara uppfyllda, om arterna fördela sig likformigt på alla förefintliga — både sällsynta och vanliga — ståndorter och följer dessas fördelning på frekvensklasser, synes detta problem väl vara värt ett fördjupat studium.

Min avsikt med förestående uppsats har väsentligen varit att rikta uppmärksamheten på dessa två punkter och visa, att en teoretisk genomarbetning av dessa är av nöden och torde löna sig.

Litteratur.

Arrhenius, O., 1920, Distribution of the species over the area — Medd. fr. K. Vet.-Akad. Nobelinstitut.

Brenner, W., 1921, Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. Acta Soc. pro fauna et flora fennica 49, n:o 5.

Charlier, C. V. L., 1910, Grunddragen av den matematiska statistiken. — Statsvetenskaplig tidskrift, extrahäfte.

Du Rietz, G. E., 1917, Några synpunkter på den synekologiska vegetationsbeskrivningens terminologi och metodik. — Sv. bot. tidskr. 11, s. 51.

—, 1921 a, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Wien & Upsala.

—, 1921 b, Naturfilosofisk eller empirisk växtsociologi. — Sv. bot. tidskr. 15, s. 109.

—, 1923, Einige Beobachtungen und Betrachtungen über Pflanzengesellschaften in Niederösterreich und den kleinen Karpathen. — Österreich. bot. Zeitschr., s. 1.

—, Fries, Th., Osvald, H., Tengwall, T. Å., 1920, Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften — Vet. & prakt. unders. i Lappl.

anordn. av Luossavaara-Kiirunavaara A.-B., Flora & Fauna 7. Uppsala & Stockholm.

Du Rietz, G. E., Fries, Th., Osvald, H., Tengwall, T. Å., 1921, Genmäle. — Sv. bot. tidskr. 15, s. 251.

Eggenberger, F., & Polya, G., 1923, Über die Statistik verketteter Vorgänge. — Zeitschr. f. angew. Mathem. u. Mechan. 3, s. 279.

Gleason, H. A., 1922, On the relation between species and area. — Ecology, 3, s. 158.

Kraus, G., 1911, Boden und Klima auf kleinstem Raum. — Jena.

Kylin, H., 1923 a, Växtsociologiska randanmärkningar. — Bot. not. s. 161.

—, 1923 b, Växtsociologiska betraktelser. — Sammast., s. 451.

Lundegårdh, H., 1925, Klima und Boden etc. — Jena.

Malmström, C., 1923, Degerö Stormyr. — Medd. fr. Statens Skogsförsöksanstalt 20, s. 1.

Nordhagen, R., 1923, Om homogenitet, konstans og minimiareal. — Nyt magazin f. naturvid. 61, s. 1.

Osvald, H., 1923, Die Vegetation des Hochmoores Komosse. — Akad. avh. Upsala.

Palmgren, A., 1916, Studier öfver löfängsområdena på Åland, III. Statistisk undersökning av floran. — Acta Soc. pro fauna et flora fenn. 42: 1.

Raunkiær, C., 1913, Formationsstatistiske Undersögelser paa Skagens Odde. — Bot. Tidsskrift (Köpenhamn) 33.

Romell, L.-G., 1920, Sur la règle de distribution des fréquences. — Sv. bot. tidskrift 14, s. 1.

—, 1921, Referat av Du Rietz m. fl. — Sammast. 15, s. 143.

—, 1923, Till frågan om frekvensfördelningsregelns tolkning. — Sammast. 17, s. 231.

Sterner, R., 1921, Ölands flora. — Referat av föredrag, Sv. bot. tidskr. 15, s. 172.

Svedberg, The, 1922 a, Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien. — Sammast. 16, s. 1.

—, 1922 b, Statistisk vegetationsanalys. — Sammast. 16, s. 197.

Wicksell, S. D., 1924, Några formella synpunkter beträffande fördelningskurvorna inom växtsociologien. — Bot. not. s. 17.

L'influence de la structure des groupements végétaux sur les relevés de la statistique phytosociologique.

Résumé.

I. Introduction.

Dans un court aperçu historique de la période écoulée depuis 1920, l'auteur rappelle qu'il avait au début la tendance de réduire à un problème illusoire la question des qualités structurelles des associations qui sont cause des caractères frappants des courbes de fréquence et de »constance». Telle fut aussi l'attitude de M. Nordhagen (1923) qui réussit même à gagner M. Du Rietz (1923) pour son opinion que la chute entre la classe de la plus grande fréquence et l'avoisinante — qualité presque exclusivement envisagée par la plupart des auteurs qui ont discuté les courbes en question — est une simple conséquence de la méthode statistique employée et de l'homogénéité du matériel analysé. Or, la même année, l'auteur montra[1] que l'on ne peut point expliquer toutes les qualités des courbes empiriques comme de simples conséquences de l'homogénéitè et de la méthode statistique. Même si l'on ne se tient qu'à ladite »chute», qui rapidement se prononce de plus en plus si l'on augmente la grandeur des aires-échantillons, on ne peut pas s'attendre à ce qu'elle se comporte tout généralement comme elle le fait dans les séries de courbes empiriques. Il faut pour cela au contraire que le mélange d'espèces de différentes fréquences corresponde dans l'association analysée à certaines conditions. Un mélange tel que M. Nordhagen l'accepte tacitement dans son raisonnement ne donnerait p. ex. pas lieu à des séries de courbes de fréquences comme celles trouvées empiriquement. Par suite de cela, les courbes empiriques, leur analyse théorique et l'explication possible de leur origine et de leurs qualités dont l'auteur a fait l'esquisse en 1920 gagnent simultanément en intérêt.

II. Les traits caractéristiques des courbes de fréquence et de constance.

L'auteur appuie sur la nécessité d'envisager tous les traits généralement caractéristiques pour les courbes empiriques, et non seulement la »chute». Pour les courbes de fréquence (courbes

[1] Ces conclusions ont été confirmées plus tard par les déductions de Wicksell.

F-%) où les nombres d'espèces sont donnés comme d'habitude en % du nombre total des espèces representées dans toutes les aires, l'auteur les exprime ainsi: Les courbes ont un maximum soit dans la première (la plus basse), soit dans la dernière des classes de fréquence, soit dans les deux, mais jamais dans une classe intermédiaire. A l'emploi de petites aires-échantillons, le premier maximum seul se produit; en augmentant la grandeur des aires-échantillons, on voit naître et se prononcer le second maximum dépassant enfin le premier qui en même temps décroît. Dans tout le cours de ce changement, les classes intermédiaires restent peu représentées, surtout les classes de fréquence submaximale.

Malgré leur origine principalement différente (le matériel analysé étant entre certaines limites aussi peu homogène que possible), les courbes de constance (courbes K-%) correspondent quant à leur type d'une façon étonnante aux courbes F-%. C'est spécialement M. Nordhagen qui a appuyé sur ce point très important. M. Du Rietz constate une fois (1921 a, p. 153; le passage est cité en allemand ci-dessus p. 259) une différence entre les résultats des deux sortes de relevés qui donnerait forcément lieu à une différence systématique entre les deux espèces de courbes (un minimum encore plus prononcé ou une véritable lacune dans les classes submaximales des courbes K-%), mais en lisant le manuscrit du présent mémoire il a nié absolument l'existence d'une telle différence des courbes. En effet, elle serait à attendre d'après la méthode de faire les relevés; si elle ne se produit pas, c'est une chose qui demande une explication. Celle qui me paraît à présent la plus commode est que la circonscription des »associations» (types d'associations Nordhagen) a été dans la pratique si »bonne» ou si »naturelle» que réellement la variation se meut à peu près dans les mêmes limites dans les associations locales et dans toute la grande »association» (type d'a.), malgré la quête de »variantes» aussi différentes que possible. Il convient de faire remarquer qu'à présent M. Du Rietz et l'auteur sont complètement d'accord en ce qu'une bonne délimitation des types d'associations doit se montrer dans une concordance entre les courbes F-% pour l'association locale et celles K-% du type d'association, de sorte qu'il faut y voir une alerte et non un bon signe, s'il se produit dans les courbes K-% une lacune entre les »constantes» et les »espèces accidentelles» qui n'a pas de correspondance dans les courbes F-% pour les associations locales appartenant au type.

III. Le problème de l'homogénéité.

Dans la statistique phytosociologique ordinaire, on ne compte pas dans les aires-échantillons les nombres d'unités, soit individus ou pousses d'après Raunkiær, soit cellules d'après la méthode acceptée à Upsal, parce qu'une espèce est comptée somme présente si un individu de cette espèce a une partie quelconque aussi minime qu'elle soit au-dessus de l'aire-échantillon (cf. Svedberg 1922 b). On discerne seulement entre présence et absence. Aussi simple que soit cette méthode, aussi difficile est l'analyse de ses résultats. Car évidemment le même chiffre de F-% peut se produire dans de différents cas de façons bien différentes. Le F-% d'une espèce est une fonction compliquée du nombre d'individus par unité de surface, de l'étendue et de la distribution de ces individus et de la grandeur de l'aire-échantillon. Pour analyser ce qu'il y a dans les chiffres de F-%, il faut recourir aux unités naturelles, aux individus, comme l'ont fait Svedberg et Kylin. Encore il n'est pas facile à trouver des expressions appropriées pour la fréquence individuelle et la façon de distribution. Ces difficultés sont d'un côté dues à l'arbitraire de la délimitation de l'individu, et de l'autre côté elles sont intimement liées au problème de l'homogénéité.

L'homogénéité est une notion fondamentale dans la phytosociologie. Mais qu'est-ce que l'homogénéité? Il n'y a guère d'auteur qui en ait donné une définition précise et acceptable. Dans la pratique phytosociologique, on appelle une végétation homogène, si on ne ressent pas le besoin ou ne voit pas la possibilité de l'entrecouper par des limites d'associations. Or, dans une telle végétation, les plantes peuvent être distribuées de façons bien différentes. Elles peuvent être très uniformément distribuées en individus bien distincts, comme le *Linum catharticum*, mais elles peuvent aussi, et le font très souvent, former des touffes, des taches etc., renfermant chacune un grand nombre d'individus, séparées par de grandes lacunes où il n'y a aucun individu. Si ce caractère de mosaïque devient assez prononcé, ou plutôt si les éléments de la mosaïque deviennent assez grands, visibles à première vue et maniables du point de vue technique, on parle d'un complexe d'associations. Mais aussi longtemps que les dimensions restent sous cette limite, c'est une association »homogène». M. Osvald (1923, p. 267) a fait la juste remarque que l'homogénéité consiste en une répétition régulière des variations dans la composition du tapis végétal. A l'avis de l'auteur, cette définition devrait être changée en mettant

les mots »suffisamment fréquente sur une surface donnée» à la place du mot »régulière». Il est incontestable qu'en pratique les dimensions des taches de végétation différente jouent un rôle décisif. La notion d'homogénéité des groupements végétaux se rapporte toujours à une surface étalon! L'étalon employé inconsciemment dans la pratique est sans doute la surface que l'on peut aisément examiner en détail sans changer de place.

Du point de vue statistique, on est incliné à définir l'homogénéité à l'aide de la dispersion (au sens statistique), d'exiger p. ex. que celle-ci suive les lois d'une distribution au hasard (»dispersion normale») ou qu'elle soit plus petite (sousnormale). Or, pour un matériel ayant la structure de mosaïque qu'ont si souvent les groupements végétaux, la dispersion d'une unité quelconque choisie (individu, pousse etc.) peut très bien se montrer »normale» dans une série de relevés, mais surnormale ou sousnormale dans d'autres séries où l'on a employé des aires-échantillons d'une autre grandeur. Imaginons un tapis végétal avec des taches de mousse très uniformément distribuées, séparées par des interstices d'une végétation où la mousse en question manque. Si pour ce tapis végétal on détermine la dispersion du nombre d'individus de notre mousse dans une série d'aires-échantillons, et si l'on compare la valeur trouvée à la valeur calculée pour une distribution au hasard ($\sigma = \sqrt{kx}$, où k est le nombre moyen d'individus par unité de surface et x la grandeur choisie des aires-échantillons), on obtiendra un résultat bien différent selon la grandeur employée des aires-échantillons. En employant de petites aires, on trouvera une valeur surnormale; au fur et à mesure que la surface des aires est prise plus grande, la dispersion s'approchera des valeurs normales; elle deviendra même sousnormale pour d'assez grandes aires-échantillons pourvu que la mosaïque soit suffisamment régulière. Ce qui a été dit est illustré par la fig. 1 (p. 264). La courbe est construite d'après des calculs se rapportant à une mosaïque très schématique (bandes parallèles, couvertes par une plante quelconque, alternant régulièrement avec des bandes 4 fois plus larges où cette plante fait défaut) et ne représente directement que la dispersion dans les valeurs de surface couverte. Mais si la plante couvre les bandes assez régulièrement — comme une mousse couvre le sol dans les taches où elle croît — la courbe représente aussi approximativement l'allure de la dispersion des nombres d'individus par aire-échantillon. Comme les dimensions linéaires des aires-échantillons, non leurs surfaces, ont été portées sur l'axe des abscisses, les valeurs de la dispersion s'aligneraient en une droite si la

distribution était fortuite. Donc, si pour la plante qui couvre les bandes étroites de la mosaïque la dispersion est normale pour une certaine grandeur d'aires-échantillons, elle est surnormale pour de plus petites et sous-normale pour de plus grandes aires-échantillons.

Aussi du point de vue statistique, il faut donc que l'homogénéité se rapporte à une surface, quand il s'agit d'un matériel ayant les propriétés des groupements végétaux. Pour définir l'homogénéité on peut sans doute très avantageusement stipuler que la dispersion des unités employées dans la statistique phytosociologique soit normale ou sous-normale, mais il faut encore une autre donnée. Il faut dire: cette végétation est homogène (quant à la distribution d'une certaine plante, d'un certain pourcentage des espèces, etc.) à partir de tant et tant de mètres carrés. L'auteur propose de nommer la grandeur d'aires-échantillons, pour laquelle la dispersion devient justement normale, limite d'homogénéité. Cette grandeur paraît accessible à une détermination objective. Peut-être est-elle de quelque façon en relation avec l'»aire minimum» (Minimiareal) des Upsaliens.

Les auteurs qui ont cherché à analyser les courbes F-% ou K-% ont presque sans exception fait l'acceptation que la dispersion des unités statistiques soit normale. Il paraît probable que l'on puisse faire une telle acceptation sans commettre une trop grande faute pour les grandeurs d'aires-échantillons dont l'emploi donne naissance à des courbes F-% du type normal. De telles courbes se produisent, comme on sait, non seulement si des associations naturelles sont l'objet de l'analyse, mais aussi p. ex. si l'on analyse l'île d'Öland en employant des communes entières commes aires-échantillons (Sterner 1923) ou l'entière végétation d'un archipel en employant comme échantillons des îles entières etc. (Palmgren 1916, Brenner 1921). Si l'on prenait seulement quelques-unes des associations qui font partie d'une des dites végétations et si on les mélangeait dans une même statistique, on obtiendrait par contre des courbes tout à fait anormales (cf. Du Rietz, Fries etc. 1920, p. 22—23). La cause de cette différence est sans doute que dans les premiers cas la végétation analysée est homogène pour les aires-échantillons employées, mais qu'elle ne l'est pas dans le dernier. En d'autres mots, dans les premiers cas la limite d'homogénéité est à peu près atteinte, la dispersion des nombres des unités par aire-échantillon est sensiblement normale. L'homogénéité du matériel est sans doute, comme Nordhagen veut, une condition nécessaire pour l'apparition de courbes normales, bien que non une condi-

tion suffisante. De l'autre côté, il ne semble pas très probable que dans la bigarrure naturelle la dispersion devienne sérieusement sousnormale même pour de très grands échantillons.

Un point faible du raisonnement, à l'aide duquel l'auteur a cherché antérieurement (1920, 1923) à expliquer l'origine des courbes empiriques était que l'acceptation de l'indépendance du caractère des »stations élémentaires» n'était pas accompagnée d'une analyse de la question, si cette acceptation est légitime et s'accorde avec les autres suppositions faites. En effet, il faut, pour que les calculs soient applicables, que les taches continues de caractère écologique uniforme aient d'assez petites dimensions par rapport à l'aire-échantillon, de sorte que la variation se répète assez souvent dans cette aire — donc une condition tout à fait parallèle à celle pour l'homogénéité de la mosaïque végétale.

IV. L'"homogénéité" dans le sens de M. Kylin et ses conséquences statistiques.

Kylin (1923 a) a compris sous »homogénéité», outre le sens habituel, aussi l'identité des différentes espèces quant à leur nombre moyen d'individus par unité de surface, et il a à l'aide de quelques associations fictives déduit des rapports entre le degré d'homogénéité dans ce sens et les qualités des courbes F-% etc. obtenues. L'auteur fait des commentaires là-dessus, qu'il ne croit cependant pas nécessaire de résumer en français, comme le mémoire de Kylin est entièrement en suédois. Le chapitre renferme une déduction mathématique du statisticien M. Wicksell sur l'effet statistique d'un degré différent d'équifréquence (comme l'auteur préfère nommer l'»homogénéité» de Kylin).

V. Le rapport entre surface et nombre d'espèces pour de différents mélanges de fréquences.

Comme les différentes courbes phytosociologiques sont reliées entre elles (cf. Wicksell 1924) et comme l'auteur a déjà antérieurement (1923, dans le mémoire cité plus haut sous I) montré que le type normal des courbes F-% ne se produit que sous certaines conditions par rapport au mélange des fréquences dans le matériel analysé, il semble inutile peutêtre de traiter spécialement les courbes exprimant le nombre moyen d'espèces par aire. Outre l'intérêt qui a été porté de plusieurs côtés à la

relation entre aire et nombre d'espèces, il y a cependant une qualité des courbes exprimant cette relation qui les fait spécialement propres à une analyse. C'est que leur forme, contrairement à celle des courbes F-%, est indépendante du nombre d'aires-échantillons employées.

Dans le mémoire cité de 1923, l'auteur examine la forme des courbes F-% que l'on a à attendre sous quatre différentes suppositions très simples. Le matériel d'espèces qui compose la végétation se répartit d'après ces suppositions: 1) uniformément le long d'une échelle d'»aires moyennes» (valeurs inverses des nombres moyens d'individus par unité de surface); 2) uniformément le long d'une échelle de nombres moyens d'individus par unité de surface; il est 3) rassemblé en entier dans un point de n'importe laquelle desdites échelles, le mélange d'espèces étant tout à fait équifréquent (ce cas était analysé déjà auparavant par Kylin qui cependant avait commis une faute fatale dans sa déduction); 4) le matériel d'espèces se répartit sur de différentes classes de fréquence individuelle comme le font sur des classes de probabilité élémentaire les 1000 stations écologiques différentes qui résultent de la combinaison libre au hasard de 3 facteurs écologiques variant fortuitement, si on distingue de chaque facteur 10 classes d'intensité (Romell 1920).

La marche du nombre d'espèces par aire devient sous la première supposition approximativement linéaire (Wicksell 1924, p. 37). Comme le rapport entre nombre d'espèces et aire n'est sûrement linéaire pour aucune végétation naturelle analysée, cette supposition ne correspond pas à la réalité. Pour les suppositions n:os 2 et 3 la marche de la courbe a été déduite respectivement par Wicksell et par Kylin. Le rapport entre le nombre d'espèces et le logarithme de l'aire est représenté pour les mêmes suppositions dans la fig. 5 ci-haut p. 284, les courbes *b* et *a* respectivement. Enfin pour la dernière supposition, n:o 4, le même rapport (donc entre nombre d'espèces et le logarithme de l'aire) est représenté dans la fig. 6, p. 286, la courbe à pointillé droit.

Pour la comparaison, le rapport correspondant trouvé empiriquement pour deux associations de Du Rietz est aussi représenté dans la fig. 6 (les courbes à lignes ininterrompues). Les relevés dont les résultats sont représentés dans ces courbes ont été choisis comme exemple parce qu'ils sont les plus complets que l'auteur a trouvés dans la littérature, quant à la diversité des aires employées. Comme Gleason a trouvé un rapport approximativement linéaire entre le logarithme de l'aire et le nombre

d'espèces, pour un »aspen association» à Michigan, il semble probable que les résultats tirés du matériel cité de Du Rietz représentent des conditions générales plutôt qu'une exception ou une abnormité.

On voit immédiatement, en comparant les différentes courbes dans les fig. 5 et 6, que le seul rapport théoriquement déduit qui cadre approximativement avec l'expérience est celui qui se base sur la supposition n:o 4, mais que pour celle-ci la correspondance est vraiment assez bonne. Il s'en suit que la suppos tion n:o 4 — la même que l'auteur a fait en 1920 — se rapproche peutêtre de la réalité, mais que toutes les autres suppositions examinées ne le font très probablement pas [1].

VI. Le rapport entre la surface des aires-échantillons et le nombre d'espèces "constantes" pour de différents mélanges de fréquences.

»Constantes» sont appellées dans la phytosociologie suédoise les espèces qui sont représentées sur plus de 90 % des aires-échantillons. Elles correspondent donc aux espèces renfermées dans la classe la plus haute des dix degrés de fréquence ordinairement employés dans la statistique phytosociologique. Leur nombre est cependant calculé soit absolu, soit en % de toutes les espèces de l'association, non en % du nombre d'espèces trouvées dans l'ensemble des aires-échantillons (cf. ci-haut, sous II).

Le nombre probable d'espèces dans la classe des »constantes» varie, outre avec la grandeur employée des aires-échantillons, aussi avec leur nombre. Les calculs deviennent les plus simples lorsque ce nombre est si grand que l'on peut donner aux espèces leurs places les plus probables (ce qui théoriquement exige que le nombre d'aires-échantillons soit infini).

Sous ladite condition d'un nombre infini d'aires-échantillons, le nombre de »constantes» est pour un matériel correspondant à la supposition 1 ci-dessus une fonction linéaire de la grandeur des aires-échantillons (jusqu'au point où toutes les espèces sont devenues »constantes») et aussi, si la limite inférieure

[1] Il convient de remarquer à ce propos que la courbe (reproduite chez Kylin 1923 fig. 1 et chez Lundegårdh 1925 fig. 113) Romell 1920, fig. 2, qui exprime le rapport entre surface et nombre d'espèces est un peu incorrecte; on doit employer la somme des probabilités de toutes les espèces au lieu du nombre d'espèces dont la probabilité d'être représentée est plus grande que celle de ne pas l'être.

des »aires moyennes» (cf. ci-dessus, sous V) a une valeur suffisamment basse, approximativement en proportion directe avec la grandeur des aires. En réalité, dans les associations naturelles, le nombre de constantes croît d'abord rapidement avec l'agrandissement des aires-échantillons, mais devient bientôt pratiquement constant ou montre au moins une croissance très lente (bien avant que toutes les espèces ne soient devenues »constantes»; les phytosociologues nient même que cela arrive jamais). D'après les suppositions 2 et 3 ci-dessus, on a à attendre les rapports représentés, à l'emploi d'une échelle logarithmique pour les surfaces, respectivement par les courbes kb_∞ et ka_∞ dans la fig. 5. Enfin la courbe pointillée dans la fig. 6 donne le rapport en question, representé de la même façon, pour un matériel correspondant à la supposition 4 ci-dessus.

Comme il a été dit plus haut, le nombre de »constantes» dépend, outre de la grandeur des aires, aussi de leur nombre. Les courbes ka_{10} et $k'a_{10}$ dans la fig. 5 représentent la marche du nombre des »constantes» pour un matériel équifréquent (supposition 3), si toujours 10 aires, au lieu d'un nombre infini, sont employées pour l'analyse (la première des courbes, si l'on compte aussi les espèces qui ont été trouvées sur 9 des 10 aires parmi les »constantes»). On voit que non seulement les nombres absolus, mais aussi la marche de la courbe, peut changer d'après le nombre d'aires-échantillons employées. Ce fait rend difficile une comparaison entre les courbes théoriques et empiriques, entre autre parce que les dernières se basent souvent dans leur différentes parties sur un nombre sensiblement différent d'aires-échantillons, les relevés étant faits de cette façon qu'un nombre très restreint de grands carrés a été successivement divisé en un nombre plus grand de carrés d'autant plus petits.

VII. Epilogue.

Le but du présent mémoire a été d'appuyer encore une fois sur l'utilité et la nécessité d'une analyse théorique des courbes empiriques tant discutées de la statistique phytosociologique. Durant les années écoulées dès la publication de son premier mémoire sur ce sujet, l'auteur a eu le plaisir de voir que l'on s'est intéressé de plusieurs côtés pour l'interprétation à l'aide d'une analyse théorique des courbes en question. Des contributions importantes y ont été données notamment par les statisticiens éminents, M. Svedberg et M. Wicksell. C'est surtout pour stimuler de telles gens capables à s'intéresser davantage aux

problèmes cachés dans les données en apparence si simples de la phytosociologie que l'auteur a pris cette fois la parole. Il faudra trouver une méthode de traiter théoriquement d'une manière assez générale et simple un matériel ayant la structure de mosaïque qu'a un tapis végétal naturel[1]. Il faudra une analyse plus précise et plus générale des conditions, sous lesquelles des courbes montrant les traits généraux des courbes empiriques peuvent se produire. L'auteur a relevé le fait que parmi une série de suppositions simples quant à la structure des associations une seulement, fondée sur l'idée que la distribution des plantes dans les associations est réglée par le jeu accidentel des facteurs écologiques, donne des résultats qui cadrent avec l'expérience. Ce fait, ne devrait-il pas stimuler le zèle pour une analyse plus profonde du problème?

Les lecteurs plus intéressés à la botanique pure qu'aux problèmes objecteront peutêtre que pour bien des besoins actuels de la phytosociologie une telle analyse laborieuse est inutile. Ils ont tort, même si l'on restreint la tâche de la phytosociologie à un simple enregistrement objectif de la réalité. RAUNKIÆR formule une fois le but qu'il s'est posé par sa méthode ainsi, qu'il veut procurer des dates, d'après lesquelles on pourra reproduire la végétation analysée, quand l'original a disparu de la terre. Eh bien — les F-% et A-% de RAUNKIÆR donnent-ils des informations suffisantes au jardinier qui en serait chargé? Pour décider cette question, on est déjà forcé d'analyser ce qu'il y a dans les chiffres. Aujourd'hui, c'est facile à dire pourquoi les données de RAUNKIÆR sont en effet bien trop maigres pour répondre au but qu'il s'était posé. Mais de notre côté nous ne sommes non plus dans la position de pouvoir indiquer des méthodes à atteindre ce but d'une façon pratique. Déjà au point de vue purement méthodique, une coopération intime entre des statisticiens capables et les phytosociologues pratiques serait très utile, sinon nécessaire.

[1] Un essai de traiter d'autres cas que ceux de dispersion normale a été fait par EGGENBERGER et POLYA (1923).

Nya bidrag till Ångermanlands kärlväxtflora.

Av Gustaf E. Haglund och Arne Hässler.

Samtliga här föreliggande uppgifter från S Ångermanland utgöra tillägg till tidigare publicerade (Haglund 1923) och ha sålunda i huvudsak samme sagesman. Vad rör notiserna från N Ångermanland, ha de sin upprinnelse i en tre veckors vistelse i Bjurholms sn sommaren 1923, då material till en tillämnad lokalförteckning över den västerbottniska länsdelen (Bjurholm och Nordmaling) hopbragtes av den andre av förff. Som vi sannolikt ej inom närmaste framtid äro i tillfälle att besöka dessa trakter, vilja vi därför meddela våra anteckningar.

För S Ångermanland ha lokaluppgifter beredvilligt lämnats av löjtnant I. Sahlin, Sollefteå, (S.), och för NÖ delen av jägmästare G. Fridner, Vindeln, (Fr.), major L. Wahlberg, Umeå, (W.), och av några andra personer, vars namn återfinnas vid resp. lokaler.

I Bjurholm insamlade *Betulae* ha bestämts av apotekare J. G. Gunnarsson, *Hieracia* av fil. dr H. Dahlstedt, fil. dr K. Johansson o. prof. G. Samuelsson och *Salices* av med. dr Bj. Floderus. En del andra kritiska former därifrån ha granskats ev. bestämts av prof. Samuelsson och fil. mag. E. Almquist. Konservator O. R. Holmberg har granskat ex. av en i S Ångermanland insamlad Poa-hybrid.

Hieraciumfloran i NÖ Ångermanland synes vara ganska artfattig i jämförelse med S delens (cfr Johansson 1923). Nya för landskapet äro *H. pendulum* (cfr Johansson, p. 182) o. *praetenerum* (enl. medd. av determ.). Av intresse äro lokalerna för *H. scioides* (cfr karta hos Johansson, p. 190).

Anmärkningsvärda äro lokalerna för *Monotropa* (förut

ej uppg. för Ångermanland) och *Trifolium medium* (närmare best. lok. för prov. förut ej uppg.; cfr FRISTEDT, p. 28). Av intresse äro även lokalerna för de införda *Linaria striata* (förut ej uppg. för prov.) och *Satureja vulgaris* (närmare best. lokal. för prov. förut ej uppg.; cfr FRISTEDT, p. 18).

Efter artförteckningen (nomenkl. betr. fanerog. enl. LINDMANS o. betr. ormb. enl. HOLMBERGS flora) meddelas några artlistor från sydberg i NÖ Ångermanland.

Upsala i december 1924.

Achillaea ptarmica. Bjurholm: Bjurholms by, vid Vännäsvägen.
Aconitum septentrionale. Dal: Tunsjön (kapten Berggren enl. S.).
Actaea spicata. Bjurholm: Nyby, vid nedgång till Sockernäset.
Aegopodium podagraria. Bjurholm: Bjurholms by, vid ett videsnår på W sidan om Nyåkersvägen strax N om Kvarnbäcken.
Agrostis tenuis v. aristata. Bjurholm: Enskiltberget vid Balsjö.
Ajuga pyramidalis. Dal: Tunsjön (kapt. Berggr. enl. S.).
Alchemilla acutangula. Örnsköldsvik (enl. ex. av jur. stud. H. Skotte).
A. pubeseens. Sollefteå: Djupön, på lastageplats vid ångbåtsbryggan. Trol. avse äldre litteraturuppg. denna lok.
A. subcrenata. Sollefteå: t. allm.
Anemone nemorosa. Dal: Tunsjön (kapt. Berggr. enl. S.).
Angelica silvestris. Stigsjö: Gussjön; W om Starred. Viksjö: Villola gästgg. spars. Sollefteå: Gla lägret vid Bruksån flerest.; Övergård stn flerest. Bjurholm: mel. Sockernäset o. Önskanäs; Balsjö.
Antennaria dioeca f. corymbosa. Bjurholm: Balklinten.
Anthemis tinctoria. Bjurholm: Bränna vid Bjurholms by; Balsjö.
Aracium paludosum. Viksjö: Villola gästgg. måttl. Sollefteå: Bruket. Bjurholm: kärr nedanf. o. Ö om Balklinten; Balsjö.
Arctium tomentosum. Nordmaling: Kylörns hamnplats, på barl. rikl. 1923 (W.).
Artemisia vulgaris. Sollefteå: nipa NW om Övergård.
Athyrium filix femina. Bjurholm: Balklinten; W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan.
Barbaraea lyrata. Bjurholm: Bjurholms by flerest.
Betula coriacea × *pubescens f. subpubescens.* Bjurholm: Bjurholms by, vid Vännäsvägen.
B. coriacea × *nana* × *tortuosa.* Bjurholm: toppen av Balklinten.

Betula nana. Viksjö: 3 km. NNW om Villola; talr. ngra km. Ö om Nordanå. Graninge: Ledinge gästgg. massv.; Gåstjärnberget massv.; vid tjärn jämte vägen Österforse-Graninge kyrka vid sockengränsen; vägskälet c:a 2,5 km. Ö om kyrkan. Bjärtrå: Stormyren NÖ om Strinne spars. Dal: Tunsjön (Berggr. enl. S). Bjurholm: Balsjön; mosse på Ångermanbalen mel. berg Ö om Balsjön o. berg S om Balberget; Stensvattensjön; Kyrktjärn.

B. nana × *pubescens* × *verrucosa.* Bjurholm: Balåker, vid bäck.

Botrychium boreale. Bjurholm: Bjurholms by, Holmens badställe 2 ex.

B. lunaria. Sollefteå: Gla lägret; Gullikstorpet. Bjurholm: Bjurholms by, i Klockardalen o. vid skogsbrynet S om posthuset; Balåker, vid bäcken i mängd.

B. multifidum. Bjurholm: Bjurholms by, vid Vännäsvägen; Bastuträsk (Fr.). Nordmaling: Hörnsjö by (Fr.).

Brachypodium caninum. Bjurholm: holme i Öreälven nedanf. Högås' kullerbacke; Lögdeälvens W strand S om bron vid N. Nyland. Nordmaling: på stränder (W.).

Bunias orientalis. Nordmaling 1918 (ex. av S. O. Blomquist enl. W.).

Calamagrostis epigejos. Sollefteå: allm., talr. i niporna.

C. lapponica. Bjurholm: Enskiltberget.

C. neglecta. Sollefteå: t. allm., vanlig i nipor.

C. purpurea. Sollefteå: allm., synnerl. i nipor o. bäckfåror. Bjurholm: Kvarnbäcken; W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan; Stensvattensjön; Sockernäset; Balklinten (späd form erinr. om C. lapponica).

Callithriche polymorpha. Bjurholm: Balåker.

C. verna. Bjurholm: Bränna; Backfors.

Calluna vulgaris f. *albiflora.* Bjurholm: Enskiltberget.

Campanula patula. Bjurholm: Bjurholms by (med. stud. B. Jonsson).

Cardamine dentata. Bjurholm: Holmen, på S stranden av älven.

Carduus crispus. Helgum: Helgum stn. Långsele: Forse. Sollefteå: trängkårens kasern; infanteriets kaserner; Gla lägret; Bruksgården; Ö. Granvåg; Ö. Spannsjön. Ed: Forsmobron.

Carex capillaris. Sollefteå: Billsta (S.).

C. chordorrhiza. Sollefteå: W. Spannsjön; Nylandssågen.

C. digitata. Bjurholm: Nyby, vid nedgång till Sockernäset.

C. flava. Sollefteå: Gla lägret; Vemyren. Multrå: 800 m. SW om Nyland. Ådalsliden: Forsås talr. Bjurholm: Balsjö.

C. globularis. Sollefteå: Vemyren; Övergård stn. Multrå: Skedom; 800 m. SW om Nyland. Ådalsliden: Forsås talr. Bjurholm: bäck Ö om Balåker.

Carex lasiocarpa. Sollefteå: W. Spannsjön mängdv. Bjurholm: NÖ sidan av Långtjärn (Fr.); Grentjärnarna (Fr.).
C. loliacea. Bjurholm: Nyby; Långtjärns Ö. strand (Fr.); N om Bastuträsket (Fr.); Johanneslund (Fr.).
C. magellanica. Sollefteå: S om Vemyren; Gullikstorpet. Bjurhem: Balsjö.
C. pulchella. Nordmaling: Snöan 1923 (W.).
C. tenella. Bjurholm: Långtjärnbäcken (Fr.); Långtjärn (Fr.).
C. vaginata. Sollefteå: W om staden i ravin; Gnun. Multrå: 800 m. SW om Nyland.
C. vesicaria. Sollefteå: Gla lägret vid Bruksån; W. Spannsjön.
Centaurea cyanus. Stigsjö: Brunne. Sollefteå: Skärvsta (S.!); Rödsta (S.). Bjurholm: Bjurholms by enl uppg.
Cirsium arvense. Bjurholm: Bjurholms by; Högås.
v. ferox. Nordmaling; Rundvik 1919 (W.).
C. lanceolatum. Sollefteå: Ö. Nyland (S.); Nylandssågen (S.).
Coeloglossum viride. Viksjö: Kräckelbäcken. Sollefteå: Gla lägret; Vemyren; i skogen mel. W. Spannsjön o. Hullsta. Ådalsliden: kyrkan; Forsås.
Convallaria majalis. Bjurholm: vid Öreälven (Melander 1883, p. 212) nedanf. kyrkan på båda sidor om älven; Sockernäset; berg S om Balberget; Bjurholms by odl. o förv.
Coralliorhiza trifida. Bjurholm: kärr Ö om Balklinten; Högås (apotekare G. Wessberg).
Cornus suecica. Bjärtrå: Sågmon; Flärken; Stormyrb·rget; i skogarna mel. Ö. Strinne o. Saltsjön talr.
Crepis tectorum. Bjurholm: Bjurholms by, nära sågen.
Cypripedium calceolus. Ramsele: Nordsjö; Nässjö (båda enl. med. stud. P. Selander).
Deschampsia bottnica. Nordmaling: Snöan 1923 (W.).
Dianthus deltoides. Bjurholm: Bracksele.
Drachocephalum thymiflorum. Resele: strax S om Resele kyrka i nipa vid vägen talr.
Dryopteris austriaca. Bjurholm: Balklinten.
D. spinulosa. Sollefteå: Billsta (S.).
Elymus arenarius. Nordmaling: på havsstränder (W.)
Epilobium montanum. Bjurholm: Bränna; Balsjö, vid Balån.
Equisetum hiemale. Bjurholm: Bjurholms by, i Klockardalen S om posthuset.
E. pratense. Sollefteå: infanterikasernerna (S.); Skärvsta (S.). Bjurholm: Klockardalen; Sockernäset; W stranden av Öreälven S om bron nedanför kyrkan.
Eriophorum gracile. Bjurholm: Långtjärn (Fr.).

Erysium cheiranthoides. Bjurholm: åker vid kyrkan.
Euphrasia curta. Sollefteå: vid Faxälvens utflöde i Ångermanaälven. Sånga: Para (S.).
Eupteris aquilina. Nordmaling: Malbrännliden (Fr.).
Fumaria officinalis. Bjurholm: Balsjö.
Galium verum. Dal: Tunsjön (Berggr. enl. S.). Bjurholm: Bjurholms by (B. Jonsson).
Gentiana amarella * *lingulata.* Sollefteå: Gla lägret; Vemyren; Övergård stn; spridd över hela övningsfältet.
G. campestris * *islandica.* Sollefteå: mel. Ö. o. W. Granvåg (S.).
G. » * *suecica.* Sollefteå: Vemyren (S.).
Glechoma hederacea. Nordmaling: Kylörn 1923 (W.).
Glyceria aquatica Sollefteå: Skärvsta, vid älven (ursprungl. odl.?) (S.).
G. fluitans. Nordmaling 1918 (W.).
Gnaphalium silvaticum. Bjurholm: Högås' kullerbacke.
Goodyera repens. Bjurholm: mel. Sockernäset o. Önskanäs; mel. bron över Öreälven o. Lappavabäcken. Nordmaling: Olofsfors 1919 (W.).
Heracleum sibiricum. Nordmaling (Backman & Holm, p. 68): på strand vid Nordmalingsfjärden (W.).
Hieracium angermannicum. Bjurholm: Bergvattnet, vid gården, c:a 215 m.
H. amplificatum. Bjurholm: i skogen mel. Sockernäset o. Önskanäs c:a 175 m.
H. dissimile. Bjurholm: i Tallparken strax W om kyrkan; i skogen mel. Öreälven o. Tallparken; på N sidan om landsvägen NÖ om Högås; på W sidan om landsvägen strax NÖ om Högås' by; vid landsvägen strax W om Högås' by; Sockernäset; Bergvattnet, vid gården; Innerklippen c:a 360 m.
H. homalodermum. Bjurholm: Holmen, på stenör i Öreälven; Tallparken; Högås' kullerbacke.
H. kuusamoense. Bjurholm: Djupnäset vid Öreälven nedanf. kyrkan; W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan; Nyby c:a 175 m.; Högås' kullerbacke; Lappavabäcken; mel. Lappavabäcken o. bron över Öreälven vid landsvägen; på N sidan om landsvägen NÖ om Högås.
H. lingua. Bjurholm: Balåker.
H. cfr longilingua. Bjurholm: Bjurholms by, vid Vännäsvägen nedanf. p. 210.
H. madarodes. Bjurholm: W stranden S om bron nedanför kyrkan.
H. obtextum. Bjurholm: Bjurholms by, nedanf. p. 210; S om apoteket; mel. Lappavabäcken o. Balklinten.

Hieracium pellucidum. Bjurholm: Balklinten c:a 420 m.
H. pendulum. Bjurholm: Bjurholms by, vid sågen c:a 175 m.
H. philanthrax. Bjurholm: i Klockardalen mel. Vännäs- o. Nyåkersvägen; i en mindre dalsänka nedanf. Brattåkern NW om kyrkan; på W sidan om landsvägen strax NÖ om Högås' by; strax N om Lustigbacken N om kyrkan, i en ned mot älven gående sänka.
H. porrigentiforme. Bjurholm: i en mindre dalsänka nedanf. Brattåkern; vid landsvägen strax W om Högås' by c:a 200 m.
H. praeteneriforme. Bjurholm: i skogen S om apoteket c:a 170 m.
H. praetenerum. Bjurholm: i Klockardalen mel. apoteket o. Kvarnbäcken; Balklinten c:a 420 m.; W stranden av Lögdeälven S om bron vid V. Nyland.
H. prolixum. Bjurholm: Tallparken; i skogen mel. Tallparken o. Öreälven; strax N om Lustigbacken i en ned mot älven gående sänka; Högås' kullerbacke; foten av Enskiltberget; Balklinten c:a 420 m.
H. scioides. Bjurholm: i Klockardalen mel. apoteket o. Kvarnbäcken; strax N om Lustigbacken i en ned mot älven gående sänka.
H. stenolepis. Bjurholm: Tallparken; Balklinten c:a 420 m.; berg Ö om Balsjön; berg S om Balberget c:a 430 m.
H. subarctoum. Bjurholm: Djupnäset; Önskanäs; Tallparken; på N sidan om landsvägen NÖ om Högås c:a 180 m.
H. umbricola. Bjurholm: vid landsvägen mel. Lappavabäcken o. bron över Öreälven; på N sidan om landsvägen NÖ om Högås; på W sidan av landsvägen strax NÖ om Högås by; Backfors; Önskanäs.
Hierochloë odorata. Sollefteå: Hågestaön. Bjurholm: Bjurholms by enl. uppg. Nordmaling (W.).
Hippuris vulgaris. Graninge; Ledinge måttl. Ytterlännäs: Nyland. Torsåker: Prästmon. Sollefteå: vid Tväråbron. Bjurholm: S änden av Långtjärn (Fr.).
Humulus lupulus. Nordmaling: Hörnsjö by förv. sedan c:a 40 år (Fr.).
Juncus balticus. Nordmaling: Norrbyskären (W.).
J. conglomeratus. Sollefteå: Skjutbanan (Gnun) (S.).
J. stygius. Bjurholm: Långtjärn (Fr.).
Lamium intermedium. Sollefteå: Bruksån (S.); Övergård.
L. purpureum. Viksjö: Villola gästgg. Graninge: Ledinge. Helgum: Helgums stn. Långsele: Långsele stn. Sollefteå: Vemyren. Ed: Forsmobron.
Lathyrus pratensis. Bjurholm: Bjurholms by flerest.
Ledum palustre. Bjurholm: mosse på Ångermanbalen S om Balberget.

Linaria striata. Nordmaling: Kylörn 1923 (W.).
Linum catharticum. Nordmaling: Harberget vid Sunnansjö by 1906 (ex. av N. Ahnlund enl. W.).
Listera cordata. Bjurholm: mel. Sockernäset o. Önskanäs; kärr Ö om Balklinten.
Lotus corniculatus. Nordmaling: Kylörn rikl. 1923 (W.).
Luzula pallescens. Bjurholm: Klockardalen.
Lycopodium complanatum. Bjurholm: Klockardalen; Holmen; Brattåkern; W stranden av Öreälven ovanf. bron nedanf. kyrkan; mel. Sockernäset o. Önskanäs; Kyrktjärn; Balklinten.
L. selago. Bjurholm: Bastuträsk (Fr.); Långtjärn (Fr.); Lapptjärn (Fr.).
Lythrum salicaria. Nordmaling: Nordmalingsfjärden (W.).
Matricaria suaveolens. Bjurholm (Mörner 1920, p. 39): vid apoteket.
Medicago lupulina. Nordmaling: Nordmalings by (W.); Kylörn (W.).
Melampyrum silvaticum f. bicolor. Multrå: W om Skedom. Sedd på flera håll i Ådalen.
Melandrium dioecum. På älvsavlagringarna i Ådalen t. allm. Sollefteå: Gla lägret; staden mångenstädes; Djupön; Bruksgården; Övergård; 3 km. W om staden.
Melica nutans. Viksjö: Kräckelbäcken. Bjurholm: i Klockardalen S om posthuset: Nyby, vid nedgång till Sockernäset; Balklinten; vid bäck, som rinner ut i Balsjön; bäck Ö om Balåker.
Milium effusum. Bjurholm: Nyby, vid nedgång till Sockernäset; W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan; Holmen, på S stranden; strax N om Lustigbacken, i en ned mot älven gående sänka; Balklinten.
— *f. coloratum.* Bjurholm: 1 ex. på W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan.
Monotropa hypopitys. Bjurholm: Balklinten (B. Jonsson). Ex., granskade av lektor O. Holm i Umeå läroverks herb.
Montia lamprosperma. Sollefteå: Skjutbanan (Gnun) (S.); övningsfältet (S.); Övergård stn: Hullsta; Skärvsta. Bjurholm: i Klockardalen vid Vännäsvägen; Lappavabäcken; vid väg mel. Önskanäs o. Bergvattnet; Balåker; Balsjö.
Mulgedium alpinum Bjurholm (Mörner 1923, p. 138; Haglund, p. 394): Nyby (enl. ex. inplanterade i Bjurholms by); Balklinten; Vihålbäcken (Fr.); Salsberget (Fr.); Sibergets Ö sluttning (Fr.), Nordmaling (Mörner 1923, p. 138): Luntliden, vid foten (Fr.).
M. sibiricum. Nordmaling: Öreälven (Backman & Holm, p. 194) vid Strömsör (W.).
Myriophyllum alterniflorum. Multrå: mel. Nylandssågen o. Källsjön (S.),
Nardus stricta. Sollefteå: Lägret; övningsfältet; Billsta; Ö. Granvåg

(allt enl. S.). Bjurholm: holme i Öreälven nedanf. Högås' kullerbacke.

Naumburgia thyrsiflora. Bjurholm: Djupnäset; Balsjö.

Nuphar luteum. Bjurholm: Hammondsbäcken; Bjurvattnet.

Paris quadrifolia. Sollefteå: Bruket; Övergård, i ravin: Ö. Granvåg. Bjurholm: W stranden S om bron nedanf. kyrkan.

Parnassia palustris. Sollefteå: Gnun spars. Bjurholm: W stranden S om bron nedanf. kyrkan; bäck, som rinner ut i Balsjön.

Pedicularis sceptrum carolinum. Bjurholm: stranden av Öreälven på N sidan om Högås' kullerbacke (G. Wessberg).

P. palustris. Bjurholm: Balsjön.

Peucedanum palustre. Bjurholm: Långtjärn (Fr.); Storarmsjön (Fr.).

Phalaris arundinacea. Sollefteå: Rödsta, vid älven (S.).

Phleum alpinum. Graninge: W om Graninge stn. Sollefteå: Övergård (S.); skjutbanan (S.); infanterikasernerna (S.). Bjurholm: Bjurholms by, nedanf. p. 210; Brattäkern; m. Lappavabäcken o. Balklinten; Backfors; Johanneslund (Fr.).

Pinguicala vulgaris. Sollefteå: Skölingsklippen.

P. villosa. Bjurholm: Mattesmyren vid Bastuträsk (Fr.).

Plantago lanceolata. Sollefteå: Ö. Nyland (S.).

P. maritima. Nordmalings skärgård (W.).

Platanthera bifolia. Dal: Tunsjön (O. Löfdahl enl. S.). Bjurholm: Nytorp (lantmäterielev H. Hamrin).

Poa glauca. Bjurholm: Enskiltberget; berg Ö om Balsjön; berg S om Balberget.

Poa pratensis var. latifolia. Nordmaling: Vallen, på gårdsplan (W.).

Poa pratensis × *remota.* Sollefteå: Övergård, i ravin vid älven.

Polygonum Convolvulus. Bjurholm: åker vid kyrkan; Balsjö.

Polypodium vulgare. Bjurholm: Balberget; Borstmyrberget; p. 258 W om kyrkan; Innerklippen.

Potamogeton gramineus. Sollefteå: W. Spannsjön.

Potentilla norvegica. Sollefteå: Gla lägret.

Primula veris. Bjurholm: Bjurholms by tillf. (Signild Hässler). Odlas i Bjurholms by o. möjl. endast förv. o. ej, som ofta brukar vara fallet, inkommen med gräsfrö.

Prunus padus. Sollefteå: allm., synnerl. kring själva älven på stränder, i nipor o. raviner. Bjurholm: apoteket; Djupnäset; Sockernäset. Nordmaling: särsk. upp efter Lögdeälven (W.).

Pyrola clorantha. Bjurholm: Tallparken; mel. Sockernäset o. Önskanäs; Högås' kullerbacke.

P. media. Bjurholm (Backman & Holm, p. 104): Balklinten; berg S om Balberget.

P. minor. Bjurholm: Klockardalen; Holmen; W stranden S om bron nedanf. kyrkan; mel. Sockernäset o. Önskanäs.
P. rotundifolia. Sollefteå: Nylandssågen måttl. Bjurholm: Klockardalen; Brattåkern; i skogen mel. Tallparken o. Öreälven; W stranden av Öreälven S om bron nedanf. kyrkan; mel. Sockernäset o. Önskanäs; bäck Ö om Balåker.
P. uniflora. Sollefteå: Gla lägret; W. Spannsjön; Gullikstorpet. Bjurholm: Klockardalen; Tallparken; Brattåkern; mel. Sockernäset o. Önskanäs.
Ranunculus peltatus. Sollefteå: Bruksån (S.); Nylandssågen. Bjurholm: Holmens badställe.
R. lapponicus. Bjurholm: vägen mel. Agnäs o. Stensvattnet (Fr.); NW om Bastuträsk (Fr.); Ö sidan av Långtjärn (Fr.).
R. reptans. Multrå: 800 m. SW om N i Nyland talr. Sollefteå: å övergången N om Gnun. Bjurholm: Djupnäset; Sockernäset; vägen mel. Önskanäs o. Bergvattnet; SÖ. änden av Långtjärn (Fr.).
Ribes grossularia. Sollefteå: i ravin vid Bruket (förv.) (S.).
Rosa cinnamomea. Bjurholm: Djupnäset; Sockernäset.
Sagina nodosa. Nordmaling: havsstränder (W.).
Sagittaria sagittifolia. Nordmaling: havsstränder (W.).
Salix lapponum f. Bjurholm: Djupnäset.
S. » *f. subserrata.* Bjurholm: Balsjö.
S. depressa. Bjurholm: Bjurholms by; Nyby.
S. nigricans × *phylicifolia* ♀. Bjurholm: Bjurholms by.
S. » × » ♀ *f. monstrosa.* Bjurholm: Bjurholms by.
Sambucus racemosa. Sollefteå: Lägret (förv.) (S.!); Rödsta (förv.) (S.).
Satureja vulgaris. Nordmaling 1919 (W.).
Scheuchzeria palustris. Graninge: Ledinge spars.
Scirpus acicularis. Multrå: mel. Källsjön o. Nylandssågen (S.).
S. alpinus. Sollefteå: Gullikstorpet måttl.; W. Spannsjön måttl.
Scutellaria galericulata. Bjurholm: Bergvattnet.
Sedum acre. Nordmaling (W.).
S. Thelephium. Nordmalings skärgård (W.).
Selaginella selaginoides. Bjurholm: Klockardalen; Nyby; Sockernäset; W. stranden S. om bron nedanf. kyrkan; Balsjö.
Silene latifolia. Sollefteå: Hågesta (S.); Övergård (S.!). Bjurholm: kyrkan; apoteket; Bränna; Tallparken.
S. rupestris. Bjurholm: Enskiltberget; berg Ö om Balsjön; berg S om Balberget; Häggnäs 1919 (ex. av S. O. Blomquist enl. W.).
Sparganium simplex. Nordmaling 1919 (W.).
Stellaria longifolia. Bjurholm: Johanneslund (Fr.); Lappavabäcken.
Struthiopteris Filicastrum. Bjurholm: Öreälven (Melander 1883,

p. 215) vid Holmen o. på Djupnäset; Långränningsbäcken vid landsvägen c:a 1 km S om Sjönäset (Fr.).

Tanacetum vulgare. Sollefteå: staden mångenst.; Gla lägret; Övergård stn.

Thalictrum flavum v. rotundifolium. Sollefteå: Ö. Granvåg (S.).

Tragopogon pratensis. Ed: Forsmobron (S.).

Trifolium medium. Sollefteå: vägen skjutbanan-Gla lägret massv.; massv. i nipor vid Övergård stn.

T. spadiceum. Långsele: Långsele stn; Nässjö; Västerflo; Österflo. Sollefteå: Björking; Berg; W. Granvåg; Ö. Granvåg; staden; övningsfältet (!); Ö. Spannsjön; Ö. Nyland. Multrå: Skedom; Öd. Ed: Forsmobron; Kränge; Skarped. Samtliga lokk. enl. S. Bjurholm: Klockardalen, vid Vännäsvägen 1 ex.; vid väg ned till Holmen; Nyby. Nordmaling (W.).

Triglochin palustre. Sollefteå: Vemyren; W. Spannsjön flerest.; Skjutbanan (Gnun) (S.); Hullsta (S.).

Trollius europaeus. Bjurholm: Djupnäset; Sockernäset; Bjurholms by odl. o, förv.

Tussilago farfara. Sollefteå: Bruket. Bjurholm: apoteket. Nordmaling: Gräsmyr rikl. 1921 (W.).

Urtica urens. Sollefteå: Övergård (S.); infanterikasernerna (S.).

Utricularia vulgaris. Nordmaling: Kavlån, Öreälvens utlopp 1923 (W.).

U. intermedia. Nordmaling: i ett kärr på ön Snöan rikl. o. blommande $^{24}/_{7}$ 1923 (W.).

Verbascum thapsus. Långsele: Österflo (S.).

Veronica chamaedrys. Bjurholm: Bjurholms by.

V. longifolia v. maritima. Nordmaling: Kronön o. andra holmar i Nordmalingsfjärden (W.).

V. scutellata. Bjurholm: Holmen.

V. serpyllifolia. Bjurholm: Klockardalen S om posthuset; Holmen; Lappavabäcken.

Vicia sepium. Nordmaling: Kylörn 1923 (W.).

Viola canina. Bjurholm: Berg Ö om Balsjön (blad som hos V. montana).

Woodsia ilvensis. Bjurholm: Balklinten; Enskiltberget; berg Ö om Balsjön; berg S om Balberget.

*

I bergmassivet Ångermanbalen i Bjurholms sn ha anträffats fyra sydberg, varifrån följande artlistor meddelas.

Balklinten.

Identisk med »Ångermanbalen» hos Melander (1883), O. Andersson & Birger (p. 226) (cfr Melander 1890, p. 159). Tillägg

t. Andersson o. Birger (l. c.): *Antennaria dioeca f. corymbosa, Athyrium filix femina, Betula coriacea × nana × tortuosa, Calamagrostis purpurea f., Dryopteris austriaca, Festuca ovina, Hieracium pellucidum, H. praetenerum, H. prolixum, H. stenolepis, Lycopodium complanatum, Melica nutans, Millum effusum, Monotropa hypopitys, Mulgedium alpinum, Pyrola media, Woodsia ilvensis.*

En uppg. om förek. av *Corydalis intermedia* får tillsv. tagas med reservation.

Enskiltberget vid Balsjö.

Agrostis tenuis och *v. aristata, Arctostaphylus uva ursi, Calamagrostis lapponica, Calluna vulgaris f. albiflora, Festuca ovina, Hieracium prolixum, Poa glauca, P. nemoralis, Rubus idaeus, Silene rupestris, Veronica officinalis, Woodsia ilvensis.*

Berg Ö om Balsjön.

Festuca ovina, Fragaria vesca, Hieracium saxifragum (coll.), *H. stenolepis, Melica nutans, Poa glauca, Rubus idaeus, Silene rupestris, Viola canina f., Woodsia ilvensis.*

Berg S om Balberget.

Convallaria majalis, Hieracium stenolepis, Melica nutans, Pyrola media, Poa glauca, Rubus idaeus, Silene rupestris, Woodsia ilvensis.

Citerad litteratur.

Andersson, G., & Birger, S., Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria med särskild hänsyn till dess sydskandinaviska arter. Norrl. Handbibl. V. Upsala o. Stockholm 1912.

Backman, C. J., & Holm, V. F., Elementarflora öfver Västerbottens och Lapplands fanerogamer och bräkenartade växter. Upsala 1878.

Fristedt, R. F., Växtgeografisk skildring af södra Ångermanland. Akad. avh. Upsala 1857.

Haglund, G. E., Växtgeografiska bidrag till Ångermanlands flora. Bot. Not. 1923, p. 385—400. Lund 1923.

Johansson, K., Växtgeografiska spörsmål rörande den svenska Hieracium-floran. Sv. Bot. Tidskr. 1923, p. 175—214. Stockholm 1923.

Melander, C., Bidrag till Västerbottens och Lapplands flora. Bot. Not. 1883, p. 160—162, 205—215. Lund 1883.

—, Tillägg till sid. 38 i Botaniska Notiser 1890. Bot. Not. 1890, p. 158—159. Lund 1890.

Mörner, C. Th., Botaniska anteckningar från Norrlandsfärder 1916—1919. Bot. Not. 1920, p. 33—40. Lund 1920.

—, Ytterligare några norrländska växtlokaler. Bot. Not. 1923, p. 133—140. Lund 1923.

Botaniska Notiser 1925, Lund 1925.

Einige historische Angaben aus dem Gebiet der Phytosoziologie.

Von Joseph Paczoski.

Im 2ten Heft der »Botaniska Notiser» für das Jahr 1924 hat W. Alechin eine Abhandlung »Wann und wo ist die Phytosoziologie entstanden? (p. 189—194) abgedruckt, in welcher er unter anderem mitteilt, dass die Benennung »Phytosoziologie» zuerst in Russland in Jahre 1898 aufgetaucht ist und beiläufig von Kryloff bei der Beschreibung der Flora des Gouvernement Tomsk benützt worden ist. In Folge dieser Angabe von W. Alechin erschien baldigst eine Antwort von G. Einar Du Rietz unter dem Titel »Zur Klärung historisch-pflanzensoziologischer Streitfragen.» Ohne auf die Sache einzugehen, soll nur vermerkt verden, dass Du Rietz, obwohl er die Angelegenheit nur »eine reine Etikettenfrage» nennt, die Priorität Kryloffs anerkennt und Alechin für die Mitteilung dankt.

Hier möchte ich die Aufwerksamkeit daraufhin lenken, dass das Wort »Phytosoziologie» als Bezeichnung der Wissenschaft über pflanzliche Assoziationen zu allererst nicht von Kryloff und nicht einmal in Russland gebraucht worden ist. Es erschien zuerst in Polen im Jahre 1896 (d. h. 2 Jahre früher als in Russland) und wurde von mir im polnischen Journal »Wszechswiat» im Artikel *»Das gesellige Leben der Pflanzen»* (N:o 26, 27 und 28) benützt. Ausserdem wurde die Benennung nicht zufällig gebraucht, wie bei Kryloff, sondern unter Umständen, welche nicht die geringsten Zweifel aufkommen lassen, dass der Autor schon damals die Lehre vom Zusammenlebender Pflanzen so auffasste wie sie erst in den letzten Jahren allgemein ver-

standen wird. Dass dem so ist, ist aus den dem genannten Artikel entlehnten Zitaten zu ersehen:

»Die Phytosoziologie oder, wie ich sie früher nannte, die Florographie (siehe diesenthalben genannten Artikel von Alechin, in welcher Auszüge aus einer früheren Arbeit von mir enthalten sind, welche 1891 unter dem Titel *»Floristische Entwickelungsstadien»* in russischer Sprache gedruckt worden ist) hat das unbestrittene Anrecht eine besondere Wissenschaft genannt zu werden». — »In keinem Falle darf die Phytosoziologie, oder die Lehre vom Leben der Pflanzengesellschaften (Formationen) in die Pflanzengeographie eingeschlossen werden». Augenscheinlich gehört die Lehre von der Verbreitung der Pflanzengesellschaften vollständig zur Pflanzengeographie, sie ist aber nur ein Teil der Phytosoziologie und letztere als ganzes kann in keinem Falle in den engen Rahmen der Pflanzengeographie gefasst werden. Die soziologische Botanik muss der ganzen übrigen Botanik entgegengestellt werden (wie das der Verfasser entgiltig im Jahre 1921 getan hat). »Die Phytosoziologie, so wie ich sie verstehe, muss die Entstehung, das Leben, die Entwickelung und die Verbreitung der Pflanzenformationen erforschen.» — Die Phytosoziologie besitzt eine nur ihr gehörige »Pflanzenformation», mit welcher sich keine einzige der übrigen botanischen Disziplinen beschäftigt.» — »Die Ausbreitungsgrenzen der Pflanzen sind in Wirklichreit sehr selten klimatische Grenzen; am häufigsten wächst eine Pflanze an gegebenem Ort deshalb nicht, weil sie sich nicht mit den übrigen Pflanzen einleben kann, ungeachtet dessen, dass sie einzeln wachsend nicht unter klimatischen Einflüssen leidet.» — »Deswegen ist am Eingang bemerkt werden, dass die Phytosoziologie dasjenige Fundament ist, auf welchem sich die Pflanzengeographie stützen muss, wenn sie eine wirkliche Wissenschaft werden will.»

Ausserdem finden wir dort, dass die Grundlage der Phytosoziologie soziale Einheiten bilden, unter welchen

man zwei Kategorien unterscheiden könnte (der Verfasser betont schon damals, dass ausser den eingentlichen komplizierten Pflanzengesellschaften es noch einfache, aus einer Art bestehende »Gesellschaften» giebt, welche er späterhin in eine besondere Klasse der Pflanzendecke, gennant Aggregationen, ausschied): eine eigentliche soziale Einheit — *Phytosozion* — ist jener konkrete gleichartige Pflanzenkomplex, welcher wirkliche soziale Beziehungen ausweist (das würde dem Begriff »Flecken» der modernen Pflanzensoziologie entsprechen) und die Territorialgesammtheit der letzteren, welche durch physiognomische Merkmale zu einem Ganzen verbunden sind, welchem man die Benennung einer eingentlichen Formation zugestehen könnte, wass den Assoziationen entsprechen würde.

Die Pflanzenformationen mit der menschlichen Gesellschaft vergleichend, weist der Autor darauf hin, dass erstere heterogen (aus verschiedenen Arten) aufgebaut sind, während die menschliche Gesellschaft ein homogener Bau ist. Dazumal nannte der Verfasser die Pflanzengesellschaft einen sozial-pflanzlichen Organismus, diese Analogie verwarf er jedoch späterhin.

Unter anderem wird darauf hingewiesen, dass im Kampfe um eine möglichst bessere Ausnützung der Produktionskräfte des Standortes, die Assoziationen der Pflanzen nicht nur im oberirdischen Teil eine Aufteilung in Etagen ausweisen, sondern, dass auch das Wurzelsystem in ebensolche Schichten geteilt ist. Es ist vermerkt, das zu diesem Zweck die Gesellschaften sich auch jahreszeitlich differenzieren (die modernen Aspekte), dass man in den Pflanzengesellschaften einen Pflanzenwechsel in gewisser Riechtung beobachten kann (der Holzartenwechsel in der Forstwissenschaft), dass die Pflanzenassoziationen etwas mehreres darstellen, als die blosse Summe ihrer Daseinsbedingungen (trotz veränderter Daseinsbedingungen — die Trockenlegung der Polesje — Sümpfe — erhält sich eine gewisse Pflan-

zengesellschaft oft nach sehr lange, ändert sich jedoch sehr bald wenn die Assoziation selbst vernichtet ist).

Die Entwickelung der Vegetationsdecke, als gewisses Ganzes, ist eine Abspiegelung und Wiederholung der einzelnen Formationsentwickelungen. Bei ihrer Entwickelung zeigt die Flora (Vegetation), ebenso wie die Formation, gewisse Stadien oder Stufen, welche sich unveränderlich wiederholen, unabhängig von der geographischen Lage des gegebenen Ortes. Der Autor zählt drei solcher Stadien: die Wüste, die Steppe (Prärie) und den Wald. Früher zählte (1891) der Verfasser noch eine vierte Stadie — die Bergflora, bezüglich welcher er späterhin (1896) bemerkt, dass sie keine Entwickelungsstufe in eigentlichem Sinne ist. Etwas später, in einer polnisch geschriebenen Arbeit: »Ueber pflanzliche Formationen und über die Entstehung der Polesje — Flora» (Warschau — 1900) teilt der Autor die pflanzliche Decke gemäss dem sozialen Verhalten der Typen in drei Gruppen, welche den drei oben angeführten Stadien entsprechen. Der Wüstentypus wird durch volles, oder fast volles Fehlen der sozialen Abhängigkeit unter der einzelnen Pflanzen charakterisiert; die Pflanzen kämpfen nicht mit einander sondern mit der physikalischen Umgebung (1915 fügte der Verfasser eine Verbesserung hinzu, welche darin besteht, dass ausser anfänglichen Wüsten, welche noch zu höheren Entwickelungsstadien übergehen können, es häufiger Endwüsten giebt, welche in Folge verschlechteter klimatischen Verhältnisse vereinfachte Phasen vorstellen). Der Gräser-Typus charakterisirt sich durch schwache Etagenentwickelung. Dahingegen zeichnet sich der Waldtypus, als höchster, durch scharf entwickelte Schichtung aus.

Dass der Verfasser die Aufgaben für die Klassifizirung der Pflanzenassoziationen schon damals so verstand, wie sie heute noch nicht von allen aufgefasst wird, ersiecht man aus folgenden Zitaten:

»Ein natürliches System der Pflanzenassoziationen muss

darauf basiren was ihr allereigentliches darstellt. Und was ist dieses Eigentliche der Pflanzenformationen (Pflanzenassoziationen) — der Boden, der Prozentgehalt an Wasser im Boden, oder irgend etwas ganz anderes? Die Antwort darauf ist sehr leicht — dieses Eigentliche, diese »Seele» der Pflanzenformationen ist ihr sozialer Moment, das Band und das Verhalten der einzelnen Glieder der Assoziationen zu einander. Alles was sich ausserhalb dieses befindet ist nur der Fond auf welchem die Formation auftritt und nicht ihr spezifisches. Und daher müssen die Pflanzenformationen, falls sie phytosoziologische Einheiten darstellen, auf Grund ihrer sozialen Vollkommenheiten gruppiert werden und ihrer sozialen Verwandschaft und niemals auf Grund irgend eines gewissen. Prozentgehaltes an Wasser im Boden, was nur secundäre Bedeutung hat» (1900).

In den neueren grösseren phytosoziologischen Arbeiten des Verfassers: »Eine Beschreibung der Pflanzenwelt des Gouvernements Cherson» — Band I »Der Wald» (1915) und II — »Die Steppe» (1917) — und »Grundzüge der Phytosoziologie» (Cherson — 1921), welche russisch geschrieben sind, und ebenfalls in den jetzt im Druck befindlichen polnisch geschriebenen »Phytosoziologischen Skizzen», finden Wir nur einen weiteren Ausbau dieser Gedanken, welche zuerst in den Arbeiten vom Jahre 1891 bis 1900 ausgesprochen waren.

Bialowieza 27, VIII — 1925.

INNEHÅLL.

Sid.

ROMELL, L. G., Om inverkan av växtsamhällenas struktur på växtsamhällsstatistikens resultat 253

HAGLUND, G. E., och HÄSSLER, A., Nya bidrag till Ångermanlands kärlväxtflora 309

PACZOSKI, J., Einige historische Angaben aus dem Gebiet der Phytosoziologie. 320

Lund, Carl Bloms boktryckeri. 20/10 1925.